FLORA

ODER

LLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG

FRÜHER HERAUSGEGEBEN

VON DER

KGL. BAYER. BOTANISCHEN GESELLSCHAFT IN REGENSBURG

NEUE FOLGE. NEUNTER BAND

(DER GANZEN REIHE 109. BAND)

HERAUSGEBER: DR. K. GOEBEL

PROFESSOR DER BOTANIK IN MÜNCHEN

MIT 5 TAFELN UND 230 ABBILDUNGEN IM TEXT

SEMPER BONIS ARTIBVS

JENA

VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1917

Inhaltsverzeichnis.

Heft I/III, pag. 1—187 erschien am 29. Mai 1916.
„ IV, „ 189—362 „ „ 18. Januar 1917.

Über die vegetative Fortpflanzung der Ophrydineen[1]).

Von **N. Stojanow.**

Mit Tafel I—II und 5 Abbildungen im Text.

Die Frage über die vegetative Fortpflanzung der Ophrydineen wurde bis jetzt noch immer nicht nach jeder Seite hin beantwortet, obwohl besonders im Verlaufe des verflossenen Jahrhunderts in dieser Richtung ein lebhaftes Bestreben sich bemerkbar machte. Ungeachtet dessen, ist es auch heute noch eine schwere Aufgabe, die verschiedenen diesbezüglichen Theorien auf ihre Richtigkeit zu prüfen. Die morphologische Bedeutung der Knollen selbst, die bei der Fortpflanzung die Hauptrolle spielen, ist noch nicht vollkommen erklärt. In der Entwicklung dieser Frage unterscheidet man zwei Richtungen, von denen die eine die Ophrydineenknollen als Sproßteile, die andere als veränderte Wurzeln betrachtet.

Von den Vertretern erster Richtung soll zuerst J. Fabre genannt werden, dessen Untersuchungen wir interessante Tatsachen über die Entwicklung und den Bau der Ophrydineen verdanken. Er nimmt die Ophrydineenknollen als Anschwellungen des ersten Internodiums des Sprosses an. Gleiche oder sehr nahe Meinungen wurden auch von Schleiden, Henry, De Clos, Richard und Sprengel ausgesprochen. In neuester Zeit finden wir wieder eine ähnliche Erklärung von M. Schulze, der von Rhizomen der Orchideen spricht, die häufig knollenförmig sein können und in diesem Falle eiförmig bis kugelig, seltener spindelförmig sind oder eine handförmig geteilte Gestalt annehmen.

Mit dieser Erklärung entwickelte sich gleichzeitig auch die entgegengesetzte Theorie, nach welcher die Ophrydineenknollen als veränderte Wurzeln betrachtet werden. Dieser Richtung gehörten an Salisbury, Germain de St. Pierre, Th. Irmisch, De Candolle, Lindley, Adr. de Jussieu, Aug. de St. Hilaire, Regel, Reichenbach und Prillieux. Von allen diesen Forschern hat Th. Irmisch durch seine klassischen Arbeiten über die Orchideen unsere Kenntnisse über diese Pflanzen am meisten bereichert. Th. Irmisch, sowie auch G. de St. Pierre, betrachtet die Ophrydineenknollen als zusammengeschmolzene

---

1) Die vorliegende Arbeit wurde auf Veranlassung von Herrn Geh. Rat v. Goebel im pflanzenphysiologischen Institut in München 1911—1912 ausgeführt, später im botanischen Institut in Sofia beendigt.

Büschel von Adventivwurzeln. Dagegen nehmen Reichenbach und Prillieux eine Ophrydineenknolle als eine veränderte adventive Wurzel an. E. Prillieux, nachdem er die vorhergehenden Meinungen bestritt, bewies die Wurzelnatur der Knollen, wobei er sich hauptsächlich auf die Anwesenheit der Coleorhiza und der Pilorhiza stützte. Er bestritt auch die Meinung von Th. Irmisch, daß die Ophrydineenknollen ein zusammengeschmolzenes Büschel von Wurzeln darstellen und wies dabei hin auf den wichtigen Umstand, daß die handförmigen Knollen in ihrem frühen Alter ungeteilt und rund sind und daß erst später eine Gabelung der Endteile stattfindet.

In letzter Zeit widmete man bei weitem weniger Arbeiten der Frage über die morphologische Bedeutung der Ophrydineenknollen. Es scheint, daß nur wenige die Entstehung dieser Knollen aus Wurzeln bezweifeln. Über ihren Bau und ihre Entwicklungsweise ist man jedenfalls noch nicht übereingekommen. Die Gefäßbündel, welche die Knollen durchlaufen, werden heute nicht als einfache Bündel, sondern als zahlreiche Zentralzylinder (nach Van Tieghem als Stelen) betrachtet. Als maßgebend gilt die von dem kompetenten Th. Irmisch schon lange aufgestellte Meinung, daß die Ophrydineenknollen zusammengeschmolzene Büschel von Adventivwurzeln darstellen. Diese Ansicht gewann um so mehr Boden, als sie auch von dem verstorbenen Van Tieghem geteilt wurde. Die Bildung der Ophrydineenknollen geschieht nach ihm auf diese Weise, daß „plusieurs racines monostéliques, mis côté á côté en des points très voisins de la tige fusionnent leur écorce, de manière á produire une grosse racine, en apparence unique et polystelique“.

Van Tieghem's Meinung erfreute sich einer fast allgemeinen Verbreitung und fand sogar in Lehrbücher Eintritt[1]). So sprechen G. Bonnier und L. de Sablon in ihrem Lehrbuch der Botanik folgende Meinung aus: während des ersten Jahres bildet die Pflanze eine Knospe, welche ihrerseits statt einer Wurzel eine Knolle bildet, welche nur einen Zentralzylinder enthält; so ist es der Fall auch mit allen folgenden Knollen. Man soll eine Orchisknolle als einen durch Verbindung mehrerer miteinander mittels ihrer Rinde verwachsener Adventivwurzeln gebildeten Organ betrachten. „D'ailleurs (schließen die Autoren), dans certains éspèces d'Orchis le tubercule se ramifie á son éxtremité par suite de la separation des racines qui constituent le tubercule.“ Daher soll die erste Knolle einer jungen Orchispflanze als einzelne Adventivwurzel be-

---

1) Gegen sie erklärte sich Goebel, Organographie der Pflanze, 2. Aufl., pag. 104.

trachtet werden; nicht aber alle folgenden Knollen, welche durch die Verbindung einer Anzahl von Wurzeln gebildet sein sollen. Die handförmigen Ophrydineenknollen muß man dieser Meinung nach für primäre (noch nicht vollkommen zusammengeschmolzene) betrachten und die ungeteilten (beispielweise die von Orchis Morio u. a.) für sekundäre, welche die Spuren der ursprünglichen Wurzeln schon verloren haben.

Diese Meinung teilt auch M. Bernard, der die Knollenentwicklung der Ophrydineen sehr aufmerksam verfolgt hat (5). Van Tieghem's Meinung steht aber mit der E. Pfitzer's in Widerspruch. Nach E. Pfitzer „kombiniert sich für das nächste Jahr die angelegte und in ihm zum Blütenstand auswachsende Stammknospe sehr frühzeitig mit einer fleischigen, gerade darunter stehenden Adventivwurzel — das letzte gilt für die kugeligen oder handförmig zerteilten Knollen unserer Ophrydineae“ (26).

Im Widerspruch mit Van Tieghem's Meinung steht auch die E. Capeder's; er hält die Ophrydineenknolle für ein Gebilde, das mit einer Adventivwurzel vollkommen ähnlich ist. Im Gegensatz zu Van Tieghems's Meinung hält er die ungeteilten und einen Vegetationspunkt besitzenden Knollen von Orchis Morio für primäre; komplizierter und von späterem Ursprung sollen die handförmigen Knollen sein, bei denen die Verzweigung durch die Bildung neuer Vegetationspunkte in der Epidermis entsteht. Auch F. White ist mit Van Tieghem's Erklärung nicht einverstanden. Er hat die Wurzeln und Knollen mancher Vertreter der Gattung Habenaria und Orchis speetabilis anatomisch aufs genaueste durchstudiert und ist zu einem Schluß gekommen, der mit Capeder's Meinung übereinstimmt. Er hat in den Wurzeln und Knollen verschiedener Arten die Zerteilung und Vereinigung der Stelen gefunden. „There are two types of root anatomy in the terrestial Orchidaceae“, resumiert er seine Beobachtungen: „the monostelic and the polystelic, in Van Tieghem's sense of the terms. In reference of the latter the term „conecrescence“ is inapplicable.“

Auf diese Weise wurde nicht nur Van Tieghem's Erklärung über den Bau der Ophrydineenknollen, sondern auch seine Definition der Polystelie, als einer Erscheinung, welche nur dem Stengel und keinesteils der Wurzel eigen sein soll, einer Kritik unterzogen.

Zur Aufklärung dieser Frage habe ich die Lösung dreier Aufgaben für wichtig gehalten:

1. Bei unseren einheimischen Arten womöglichst genau den anatomischen Bau der Knollen zu untersuchen und zu ergründen, wie die Stelen die Ophrydineenknolle durchlaufen, ferner die Beziehungen der

Stelen zueinander zu erforschen, d. h. darüber Klarheit zu bringen, ob bei manchen Adventivwurzeln Konkreszenz vorkommt, oder ob von einer Teilung des Zentralzylinders die Rede sein kann;

2. zu untersuchen, auf welche Weise sich die junge Ophrydeenknolle jedes Jahr entwickelt, da man durch die Ergründung dieser Entwicklung auf besonders wichtige Tatsachen zur Erklärung ihres Ursprungs stoßen kann;

3. die Entwicklung der jungen Ophrydineen und die erste Knollenbildung zu verfolgen, mit Rücksicht auf die wichtige Bedeutung, welche die Organe des Keimlings für die Erklärung der Genesis haben.

Diese drei Fragen wurden bis jetzt nur sehr wenig besprochen.

Die bis an den Grund geteilten Knollen von Gymnadenia albida.

Außer der am öftesten vorkommenden Ophrydineenknolle mit kugeliger oder handförmig geteilter Form, findet man zuweilen auch tief geteilte Knollen, so daß sie ihrem äußeren Habitus nach einem Büschel gewöhnlicher Adventivwurzeln ganz ähnlich sehen. Man könnte glauben, daß wir hier einen Fall haben, wo die Knollen zu ihrem ursprünglichen Zustande zurückgekehrt sind und die einzelnen adventiven Wurzeln unverbunden blieben. Solche Fälle sind am öftesten bei Gymnadenia albida, etwas seltener bei G. conopsea u. a. Zwei solche Exemplare von Gymnadenia albida wurden mir von Herrn Geheimrat v. Goebel zur Untersuchung übergeben und dienten mir als erstes Objekt meiner Beobachtungen.

Ihre Knollen waren bis zum Grunde in eine Anzahl verhältnismäßig dicker, doch vollkommen wurzelähnlicher Teile getrennt, deren Durchmesser an der dicksten Stelle 3—4 mm betrug, während er bei gewöhnlichen Adventivwurzeln derselben Pflanzen nur bis 1—1½ mm erlangt. Von der Vermutung ausgehend, daß diese Knollenteile die voneinander getrennten knollenbildenden Wurzeln darstellen, habe ich den Zweck verfolgt, den Verlauf der Gefäßelemente in den Knollen und ihr Eintreten in die Knospenbasis zu ermitteln.

Tatsächlich zeigen die Querschnitte in einer Entfernung 2—3 cm von der Basis ein Bild ganz ähnlich mit jenem einer Adventivwurzel. Außen liegt eine mit Wurzelhaaren versehene Epidermis, dann folgt eine mehrschichtige und den größten Teil des Durchmessers einnehmende Rinde und in der Mitte liegt ein klar gezeichneter und verhältnismäßig kleiner Zentralzylinder (oder die „Stele" nach Van Tieghem's Terminologie). Diese Stele ist stets von einer einschichtigen Endodermis mit verdickten Radialwänden umringt.

Die Anordnung der Elemente in der Stele ist nur annähernd radial. (Die Ursachen dieser Undeutlichkeit werden weiter unten erklärt werden.)

Wenn man aber etwas näher der Knollenbasis einen Querschnitt macht, so verändert sich das Bild gänzlich: da findet man schon nicht nur eine, sondern zwei bis vier Stelen. Eine jede ist von ihrer eigenen Endodermis umringt und liegt frei in dem stärkehaltigen Gewebe der Rinde. Es wird nun klar, daß jeder solcher Knollenteil keine einfach konstruierte Adventivwurzel ist, sondern ein kompliziertes Organ, das an seiner Basis mehrere Stelen enthält, dessen Endteil dagegen einfach monostelisch und einer Adventivwurzel vollkommen ähnlich ist.

Verfolgen wir nun, was mit den ursprünglichen drei bis vier Stelen geschieht, die in ein Knollenteil eintreten, und auf welche Weise von ihnen endlich nur eine bleibt. Eine kontinuierliche Reihe von Schnitten der Knollenlänge nach zeigt, wie sich zwei zuerst ganz freie und voneinander getrennte Stelen allmählich nähern (Taf. I, Fig. 1 und 2). Es kommt ein Moment, in welchem sich die Endodermen der beiden Stelen berühren und das ganze Bild eine achtförmige Gestalt erhält (Taf. I, Fig. 3). In dem nächsten Moment ist die Endodermis zwischen den beiden Stelen schon offen und ihre inneren Elemente sind zusammengeschmolzen, wobei die Figur eine biskuitähnliche (Taf. I, Fig. 4) Form erhält. In den folgenden Querschnitten haben die zusammengeschmolzenen Stelen schon eine gewöhnliche ovale Form und nur die Anordnung ihrer inneren Elemente bleibt noch eine Weile die ursprüngliche, d. h. man kann noch die jeder einzelnen Stele gehörenden Elemente voneinander unterscheiden (Taf. I, Fig. 5). Weiter aber ordnen sich auch diese Elemente in einer gewöhnlichen, beinahe radialen Art an und die zusammengeschmolzene Stele unterscheidet sich dann durch nichts von einer jeden anderen (Taf. I, Fig. 6). Später nähert sich eine neue Stele auf dieselbe Weise den schon zusammen geschmolzenen, um sich mit ihnen zu vereinigen. Auf diese Weise verschmelzen alle Stelen eines Knollenteils eine nach der anderen, allmählich in eine gemeinsame, welche weiter unverändert bis zum Ende dieses Knollenteils bleibt.

Wenn wir eine kontinuierliche Reihe von Schnitten von der Mitte des Knollenteils nach der Knospenbasis herstellen, so finden wir, daß sich die Stelen wieder einander nähern, einige von ihnen sogar zusammenkommen. Sie verschwinden aber gleich in einer Verflechtung von Gefäßbündeln, welche sich an der Stengel- (resp. Knospen-)basis befindet. Gleichzeitig verschwindet auch die in den Wurzeln und Knollen so deutlich entwickelte Endodermis und statt ihrer kommt ein mehrschichtiger Ring mechanischen Gewebes vor, der auch überall in dem

Stengel auftritt und scheinbar dem Pericykel entspricht. Dasselbe Bild ist beinahe gleich für alle Knollenteile; zwischen den Stelen verschiedener Teile ist aber kein Zusammenhang zu konstatieren und jede von ihnen scheint selbständig von der gemeinsamen Verflechtung an der Knollenbasis hervorzutreten.

Während die erste Beobachtung bezüglich des Zusammenfließens der Stelen der Van Tieghem'schen Erklärung über den Bau der Ophrydineenknollen widerspricht, scheint die zweite oben erwähnte seine Meinung über das Entstehen der Knollen aus einem Büschel Adventivwurzeln zu bestätigen.

Gewöhnliche handförmig geteilte Knollen.

Nachdem wir uns überzeugten, daß uns der Bau der bis an den Grund geteilten Knollen keinen Aufschluß über die uns interessierende Frage gibt, gehen wir auf die gewöhnlichen Knollen derselben Pflanzen über.

Es wurden von mir folgende Arten mit handförmig geteilten Knollen untersucht: Gymnadenia albida, G. Frivaldskyana, G. conopsea und G. odoratissima, Orchis maculata, O. latifolia, O. cordigera, O. incarnata, O. sambucina, O. pseudosambucina, Coeloglossum viride und Nigritella angustifolia, von denen die einen aus Bayern, die anderen aus Bulgarien stammten.

Das Resultat der Untersuchungen war in allen Fällen das gleiche. Von der Knospen- bzw. Stengelbasis, wo sich die oben erwähnte Verflechtung der Gefäßbündel befindet, tritt eine gewisse Zahl von Stelen hervor. Die Knolle durchlaufend, zerspalten sich eine Anzahl dieser Stelen; einige andere dagegen fließen miteinander zusammen, so daß in der Nähe der Stelle, wo sich die Knolle spaltet, sie Zahl der Stelen nur wenig verändert ist. Danach werden die Stelen unter den handförmigen Verzweigungen der Knolle verteilt, so sie daß in eine Verzweigung ein bis acht Stelen eintreten. Ihr weiterer Verlauf in diesen Verzweigungen unterscheidet sich in nichts von dem oben beschriebenen Fall der bis an den Grund geteilten Knollen von Gymnadenia albida, d. h. die Stelen schmelzen ällmählich zusammen, so daß endlich nur eine gemeinsame Stele bleibt und der untere Teil einer Verzweigung monostelisch und einer Wurzel ganz ähnlich ist. Dieses Zusammenschmelzen geschieht in einigen Fällen sehr bald, gleich nach dem Eintreten in die Verzweigung, in anderen Fällen laufen einige Stelen in der Verzweigung eine Strecke weit parallel, fließen schließlich doch unbedingt ineinander und bilden eine gemeinsame Stele.

In einer ganz jungen Knolle endigt eine solche Verzweigung mit einer Wurzelhaube, in den älteren dagegen ist von dieser Haube keine Spur mehr zu finden und die Stele endigt in kleinen dünnwandigen Zellen, welche die Spitze der Verzweigung erfüllen (Textfig. 1).

Die Knollen, so wie auch ihre Verzweigungen sind auf ihrer Oberfläche mit Wurzelhaaren versehen, deren Zahl jedoch bedeutend kleiner ist als auf den Wurzeln selbst.

Kurz gesagt, wir finden in den handförmig zerteilten Knollen, daß hier eine Anzahl von Stelen selbständig aus der Stengelbasis hervortreten, in den Verzweigungen der Knollen verteilt werden und dann in diesen Verzweigungen zusammenschmelzen, so daß jede Verzweigung an ihrem Ende nur eine Stele hat.

Textfig. 1. Das Ende einer Verzweigung der Knolle von Orchis latifolia.

Im Vergleiche mit dem, was wir über die bis an den Grund geteilten Knollen von Gymnadenia albida gesagt haben, muß hier der Umstand hervorgehoben werden, daß alle Stelen einer handförmigen Knolle aus der Stengelbasis ganz gleichmäßig heraustreten und zueinander in ganz gleichen Beziehungen stehen, unabhängig davon, ob sie weiter in eine und dieselbe Verzweigung eintreten und miteinander zusammenfließen, oder unter verschiedenen Verzweigungen verteilt werden und voneinander getrennt bleiben.

Die weitere Lösung der uns interessierenden Frage müssen wir in den ungeteilten Ophrydineenknollen suchen.

Ungeteilte kugelige Ophrydineenknollen.

Es wurden Knollen folgender Arten untersucht: Orchis Morio, O. ustulata, O. tridentata, O. militaris, O. fusca, O. simia, O. mascula, O. coriophora, O. scolopax, O. provincialis, Ophrys muscifera, O. Bertolinii, O. longicornis, Serapias lingua, Anacamptis pyramidalis und Herminium monorchis, von denen auch einige aus Bayern, andere aus Bulgarien und der Provence stammten. In allen untersuchten Fällen war die Anordnung der Stelen in ihren Hauptzügen gleich.

In dem oberen Teile der Knolle, d. h. an der Stengelbasis, befindet sich eine Verflechtung der Gefäßbündel. Aus dieser Verflechtung treten

alle Stelen selbständig und beinahe gleichmäßig aus. Etwas weiter unten von der Austrittstelle wird diese Zahl durch die Teilung einiger Stelen ein wenig vergrößert. Dann fängt sie etwas weiter wegen des Zusammenfließender Stelen ziemlich rasch an, sich zu vermindern. Je mehr sie sich der Knollenspitze nähern, desto mehr verkleinert sich die Zahl der Stelen durch Zusammenschmelzen, bis endlich in einer kleinen Entfernung von der Spitze alle Stelen miteinander zusammengeschmolzen sind. Die nunmehr gemeinsame Stele setzt gewöhnlich den ganz kurzen Weg bis zur Knollenspitze, d. h. bis zum ehemaligen Vegetationspunkte, fort.

Textfig. 2. Anordnung der Stelen in einer Knolle von Orchis Morio.

Ich muß dabei bemerken, daß für diese Beobachtungen nur vollkommen entwickelte, am besten vorjährige Knollen dienen, in welchen die Gefäßbündel gut entwickelt sind und das Parenchym infolge des Verbrauchs der Stärke verhältnismäßig durchsichtig geworden ist. Dieses Zusammenschmelzen der Stelen kann man jedoch nicht immer gleich deutlich beobachten. Am besten ist es in noch nicht zu alten Pflanzen[1]), in denen die Zahl der Stelen kleiner ist. Am besten habe ich diesen Zusammengang der Stelen bei Orchis globosa, O. scolopax, Ophrys Bertolonii und Anacamptis pyramidalis beobachtet. In vielen anderen Fällen bleibt dagegen die gemeinsame Stele undeutlich, weil sie die Differenzierung ihrer Elemente nicht vollendet hat. Besonders oft findet dieser Fall statt, wenn die Zahl der Stelen verhältnismäßig groß ist, z. B. bis 80 in alten Exemplaren von Orchis militaris, O. Simia und O. fusca oder bis 100 Stelen in alten Individuen von O. pallens. In diesem Falle bilden die Stelen in der Knolle ein dichtes

1) Pflanzen, nicht Knollen!

Büschel; bei ihrem Lauf durch die Knolle kann man fast keine Spaltung der Stelen bemerken und nur in dem unteren Teile der Knolle fangen sie rasch an zusammenzuschmelzen. Endlich bleiben alle nichtzusammengeschmolzenen Stelen mit der Richtung zum Vegetationspunkte, ohne daß dabei ein vollkommenes Zusammenschmelzen und eine gemeinsame Fortsetzung entsteht.

Die Zerteilung und das Zusammenschmelzen der Stelen kann sehr leicht mit Hilfe einer Reihe von Querschnitten verfolgt werden. Ein sehr deutliches Bild der Stelenanordnung habe ich immer bei folgenden Präparationen gekommen. Eine alte (vorjährige) Knolle ihrer ganzen Länge nach halbiert, habe ich in einer schwachen Lösung von Schwefelsäure 24—48 Stunden lang gehalten, dann ungefähr 12 Stunden entwässert, später 24—48 Stunden lang in Alkohol gehalten (um die Luftblasen zu entfernen) und endlich wieder mit Wasser ausgewaschen und in Glyzerin übertragen. Nach einer solchen Behandlung wird das Knolleninnere so durchsichtig, daß man mit bloßem Auge die Zerteilung und das Zusammenschmelzen der Stelen ganz deutlich beobachten kann. Besonders günstig für diese Beobachtungen sind solche alte Knollen, in welchen die Epidermis leicht zu entfernen ist. Solche Knollen werden nach der beschriebenen Präparierung besonders durchsichtig und stellen ein ganz deutliches Bild dar.

In den nach dieser Methode präparierten Knollen ist die Gelegenheit geboten, noch eine Erscheinung zu beobachten, und zwar, daß die Verzweigung und das Zusammenlaufen der Stelen immer symmetrisch ist, d. h. daß jede Verzweigung und jeder Zusammengang zweier Stelen auf einer Seite der Hauptachse von einer Verzweigung oder einem Zusammenhang von Stelen in einer anderen Fläche begleitet ist.

Die Zerspaltung und das Zusammenlaufen ein und derselben Stele findet am öftesten bei Stelen mit zentraler Lage statt. Eine solche ungeteilte Knolle mit symmetrisch sich teilenden und dann wieder zusammenschmelzenden Stelen kann man am wenigsten für ein Büschel konkreszierender Adventivwurzeln halten. Das Entstehen einer solchen Knolle von einem ursprünglich einfachen Organe durch seine Komplizierung ist zweifellos.

Spindelförmige Knollen von Platanthera bifolia.

Man findet oft bei Platanthera bifolia Knollen mit spindelartiger Form, die mit einer Fortsetzung 10—15 cm lang endigen. Die Untersuchung solcher Knollen zeigt eine gewisse Verschiedenheit von den oben beschriebenen. In den meisten Fällen treten die Gefäßbündel-

elemente nicht in Form einzelner Stelen aus der Knollenbasis hervor, sondern in einer gemeinsamen Masse, welche in einen Kreis angeordnet und von einem Endodermisring von wurzeliger Struktur umhüllt ist. Die Anordnung der Holz- und Bastelemente in diesem gemeinsamen Zylinder ist ein Übergang zwischen der radialen und der konzentrischen. In dem nächsten Moment zerteilt aber sich dieser gemeinsame Zylinder in eine Anzahl von Stelen (bis 22 in den beobachteten Fällen), welche die gewöhnliche Struktur der Ophrydineenknollen haben und von denen eine jede ihre eigene Endodermis besitzt. Die Zahl der Stelen vergrößert sich noch etwas durch die Spaltung einiger von ihnen und verkleinert sich dann wieder wegen ihres Zusammenschmelzens. In der wurzelförmigen Verlängerung dieser Knollen laufen noch einige Stelen eine Strecke lang (bis 10 cm) miteinander parallel, doch fließen sie endlich alle zusammen, bis nur eine gemeinsame Stele bleibt, mit welcher die Knolle endigt. Die Zerteilung und das Zusammenfließen mehrerer Stelen gleichzeitig ist in diesen Knollen besonders deutlich. Wir haben in diesen Knollen einen fast typischen Fall der Polystelie, wo sich ein gemeinsamer Zylinder (obwohl von ihm nur noch Spuren geblieben sind) in eine gewisse Zahl von Stelen teilt, welche weiter wieder zusammenkommen. Diese Struktur bestätigt das, was wir oben bei den ungeteilten Knollen beobachtet haben und es wird noch klarer, daß diese Knollen polystelische Organe darstellen und nicht durch eine Konkreszenz der Wurzeln gebildet sind, sondern durch eine innere Komplizierung eines ursprünglichen Organs. Was die handförmigen Knollen betrifft, so können wir nach den erwachsenen Knollen noch nicht beurteilen, ob sie polystelische Organe sind oder eine Konkreszenz von Wurzeln darstellen. Zweifellos polystelisch sind einzelne Verzweigungen der Knolle, in welchen das Zusammenfließen der Stelen stattfindet; doch weil jede dieser Stelen einzeln aus der Stengelbasis hervortritt und unter ihnen kein Zusammenhang wahrzunehmen ist, so bleibt die Frage noch offen. Um sie zu lösen ist es notwendig, die Entwicklung dieser Knollen zu verfolgen.

Entwicklung der ungeteilten Knollen.

Der Längsschnitt einer ganz jungen Ophrydineenknolle unterscheidet sich nur sehr wenig von einem solchen einer ganz jungen Adventivwurzel. Außer den Wurzelhaaren und einer typischen Wurzelhaube, welche schon von Prillieux im Jahre 1865 beobachtet wurde, hat sie auch eine stark entwickelte primäre Rinde. Der Bau des Zentralzylinders unterscheidet sich nicht im geringsten von dem einer Wurzel, nur die Zahl der Stelen beschränkt sich nicht auf eine, sondern ist größer. Wenn

der Schnitt genau durch die Knollenhauptachse führt, so ist es leicht zu bemerken, daß sich alle Stelen, die sich im Schnitte befinden, an der Knollenspitze in einem Punkte unmittelbar unter der Haube sammeln. In diesem Punkte ist es möglich, eine Gruppe von Initialzellen zu beobachten, aus denen sich die Stelen und die anderen Elemente der Knollen entwickeln (Textfig. 3). Diese Initialzellen sind undeutlich differenziert, wie es doch überhaupt der Fall mit den Orchideenwurzeln ist[1]; jedenfalls ist es ganz deutlich, daß alle Stelen einer Knolle von einem gemeinsamen Vegetationspunkte ihren Anfang nehmen. Dieser Vegetationspunkt ent-

Textfig. 3. Längsschnitt durch den Vegetationspunkt einer jungen Knolle von Platanthera viridis.

vickelt schon anfangs seiner Tätigkeit nicht nur eine, sondern mehrere Stelen; beim weiteren Wachstum der Knolle fährt er fort, dieselbe Zahl ler Stelen zu bilden. Es ist ein Zentralzylinder, der sich gleich bei seiner Bildung in eine Anzahl von Stelen zerteilt. In einer ganz jungen Knolle ind die Stelen schwach differenziert und unterscheiden sich von dem ie umgebenden parenchymatischen Gewebe nur durch ihre schmalen, ler Länge nach laufenden Zellen. Mit dem Entwickeln der Knolle werden lie Stelen immer deutlicher differenziert und in einer erwachsenen, beonders in einer vorjährigen Knolle sind sie vollkommen entwickelt.

1) Van Tieghem et Douliot, Recherches comparatives sur l'origine des membres endogènes. Ann. de sc. nat., Serie 9, Vol. VIII, pag. 334.

Es ist von Bedeutung hier zu bemerken, daß die Zahl der Stelen in einer Knolle von den Momenten ihrer Bildung bis zu ihrer vollkommenen Entwicklung eine beständige bleibt. Diese Zahl vergrößert sich etwas durch die Spaltung einiger von ihnen, doch kommt die Spaltung nur in wenigen Stelen und nicht in jeder Knolle vor; außerdem schmelzen gewöhnlich die gespaltenen Stelen bald wieder zusammen (nur selten mit einer anderen Stele). Keine neuen Stelen werden in der Parenchym einer jungen Knolle angelegt. Nach einer gewissen Entwicklungsperiode fängt der Vegetationspunkt an, die Zahl der von ihm produzierten Stelen zu vermindern, während er einige zuerst voneinander getrennte Stelen zusammenschmelzen läßt. Das geschieht dadurch, daß die Initialzellen sich etwas langsamer zu teilen beginnen und dabei auch weniger parenchymatische Zellen entwickeln. Auf diese Weise werden alle Stelen in einer vollkommen entwickelten Knolle allmählich zusammengeschmolzen. Zu derselben Zeit verringern die Initialzellen ihre Tätigkeit und die Wurzelhaube fällt ab. Die Knolle nimmt eine ovale Form an und nicht nur, daß sie die konische Form ihrer Spitze verliert, sondern diese wird zuweilen sogar etwas eingeschnitten (wie es z. B. bei den meisten Ophrys-Arten der Fall ist).

Wie oben erwähnt wurde, ist in einigen Fällen, besonders wenn die Zahl der Stelen relativ groß ist, das Zusammenschmelzen der Stelen nicht vollendet und alle Stelen kommen an einem Punkte zusammen, ohne ineinander zu schmelzen.

Alles oben Beschriebene betrifft die kugeligen Knollen, sowie auch die spindelgörmigen Knollen von Platanthera bifolia.

Bei gewissen ungünstigen Verhältnissen können auch die Knollen anderer Ophrydineen statt ihrer gewöhnlichen kugeligen Form eine spindelförmige annehmen. Einen solchen Fall habe ich bei Exemplaren von Ophrys spec beobachtet, welche im November 1913 nächst Belowo (in Ostrumelien) gesammelt wurden. Die jungen Knollen dieser Pflanzen befanden sich erst im Anfang ihrer Entwicklung. Im Leitungswasser, bei Zimmertemperatur kultiviert, entwickelten diese Pflanzen bald ihre jungen Knollen weiter. Diese Knollen bekamen jedoch eine ganz eigentümliche Gestalt, wobei sie dünn, lang und wurzelähnlich blieben. Sie waren beinahe doppelt so lang als die alten Knollen, welche die gewöhnliche, am Ende etwas eingeschnittene Form hatten; ihe Durchmesser war dagegen halb so groß als der der alten Knollen. Von den sechs gesammelten Exemplaren haben zwei dieselbe Erscheinung gezeigt, bei den anderen zweien war diese Erscheinung nur etwas weniger klar ausgedrückt.

Entwicklung der handförmigen Ophrydineenknollen.

Die handförmigen Ophrydineenknollen haben am meisten das Auffassen dieser Knollen als ursprünglich einfacher Organe erschwert. Ihre äußere Gestalt selbst ist die Ursache, daß man sie als ein Büschel an ihrer Basis zusammengewachsener Wurzeln auffassen konnte. Dieser erste Eindruck wird noch mehr dadurch befestigt, daß mehrere Stelen eine Knolle durchziehen und alls selbständig aus ihrer Basis auslaufen. Infolgedessen haben so kompetente Forscher, wie Th. Irmisch und Van Tieghem sie als konkreszierende Wurzelbüschel betrachtet. Sie ließen dabei folgende zwei wichtige Umstände außer Betracht: 1. daß die Zahl der aus der Knollenbasis hervortretenden Stelen jener der Knollenverzweigungen nicht entspricht, denn die Stelen schmelzen allmählich zusammen, ehe sie die wurzelähnlichen Verzweigungsspitzen erreichen, und 2. daß die Entwicklungsgeschichte der Knolle mit einer solchen Auffassung nicht stimmt.

Schon Prillieux (31) wies, seine Meinung über den Ursprung der Knollen von einer Adventivwurzel erklärend, nach, daß die handförmigen Knollen von Orchis maculata und O. latifolia im frühen Alter eine einfache Form haben, ganz ähnlich jener der kugeligen ungeteilten Knollen, und daß sich ihre untere Spitze erst später teilt.

Die Beobachtungen, welche ich über Entwicklung der Knollen bei Orchis maculata, O. latifolia, O. cordigera, O. sambucina Nigritella angustifolia, Coeloglossum viride, Gymnadenia conopsea und G. albida gemacht habe, sprechen auch für eine almähliche Komplizierung in ihrem Bau, nicht aber für Konkreszenz mehrerer Organe.

Die junge Knolle wird mitten im Meristemalgewebe in der Achsel eines Grundblattes (gewöhnlich des dritten, vierten oder fünften) unmittelbar unter der dort befindlichen Knospe angelegt. Sie wird durch die Tätigkeit einer Gruppe Initialzellen gebildet, welche nach außen die Zellen der Haube und nach innen die Elemente der Epidermis, der Rinde und des Zylinders bilden. Diese Initialzellen bilden anfänglich einen einzigen Vegetationspunkt, der gleichzeitig mehrere Stelen bildet, ganz ähnlich, wie es in den ungeteilten Knollen der Fall ist. Sehr oft durchbohrt die junge Knolle das umliegende Gewebe und tritt in Form eines kugeligen, weißlichen und mit Wurzelhaaren versehenen Körpers heraus. Sie wächst eine gewisse Zeit weiter, indem sie ihre kugelige Form beibehält und erreicht zuweilen einen Durchmesser von 4—5 mm.

Ein Längsschnitt durch eine Knolle in diesem Entwicklungsstadium zeigt, daß sie mehrere Stelen enthält, welche noch schwach ausgebildet sind, die Knolle bogenförmig durchlaufen und im Vegetationspunkte zusammenkommen. In diesem Alter ist weder Teilung, noch Zusammenschmelzen von Stelen wahrzunehmen. Bald aber verändert sich das Bild: es tritt die Teilung des Vegetationspunktes ein und nun sehen wir in einem Längsschnitt zwei nebeneinander liegende Vegetationspunkte, von denen jeder mehrere Stelen ausbildet. Die Knollenhaube bleibt dabei noch ungeteilt und deckt zugleich beide Vegetationspunkte. Mit der weiteren Tätigkeit der Initialzellen trennen sich die beiden Vegetationspunkte allmählich voneinander, so daß die Knollenspitze in diesem Moment, von außen gesehen, etwas gegabelt aussieht (Textfig. 4). Es

Textfig. 4. Die Teilung des Vegetationspunktes in einer jungen Knolle von Orchis incarnata.

geschieht oft, daß der ersten Teilung des Vegetationspunktes gleich eine zweite solche der beiden neuen Vegetationspunkte folgt; oder diese zweite Teilung geschieht etwas später, so daß die ersten zwei Vegetationspunkte der Initialzellentätigkeit wegen schon voneinander getrennt sind und die Knollenhaube dementsprechend geteilt ist. Von diesen verschiedenen Variationen der Teilung hängt die Zahl und die Anordnung der Knollenverzweigungen ab. In anderen Fällen aber geschieht diese Teilung des Vegetationspunktes, wenn die Knolle noch ganz jung ist, d. h. ehe sie die Epidermis durchbohrt hat, wie es z. B. besonders oft bei Gymnadenia beobachtet wurde.

Diese Teilung des Vegetationspunktes geschieht nicht immer gleich deutlich; oft sieht man die wurzelähnlichen Knollenverzweigungen sich nicht an der Spitze, sondern an der Seite bilden. Das geschieht öfters bei Gymnadenia, besonders bei G. albida mit tief geteilten Knollen. Dieser Umstand hat wahrscheinlich Capeder Anlaß gegeben zu behaupten, daß die Teilung der handförmigen Knollen durch die Bildung neuer Vegetationspunkte in ihrer Epidermis geschieht (16).

Die oben erwähnten Beobachtungen stehen mit dieser Meinung in Widerspruch. Nach ihnen haben wir in diesem Falle ausschließlich die Teilung eines ursprünglichen Vegetationspunktes und keine Bildung von neuen. Nur in einigen Fällen fangen die vom Vegetationspunkt getrennten Initialzellen gleich ihre Tätigkeit an und da haben wir die gewöhnliche Teilung des ursprünglichen Vegetationspunktes. In anderen Fällen aber bleiben sie eine Zeit lang untätig und da der Vegetationspunkt in dieser Zeit weiter wächst, verschiebt er sie seitwärts, ehe sie sich zu teilen beginnen.

Im Widerspruch mit Capeder's Meinung steht auch der Umstand, daß solche seitliche Knollenverzweigungen gewöhnliche Stelen enthalten, welche mit den übrigen ganz gleich aus der Stengelbasis heraustreten. Doch wie oben erwähnt, ist die Zahl der Stelen in einer Knolle von Anfang an bestimmt und es findet später keine neue Bildung von Stelen statt; umgekehrt werden die schon vorhandenen Stelen unter den Knollenverzweigungen verteilt. Wenn dabei auch eine Spaltung einzelner Stelen stattfindet, so schmelzen sie doch stets in einer und derselben Knollenverzweigung zusammen und gehen nie in zwei verschiedene Verzweigungen über. Alles, was über die handförmigen Knollen gesagt ist, gilt auch für die bis zum Grund geteilten von Gymnadenia albida. Die zwei Knollenarten werden wie einfache Körper mit einem Vegetationspunkt angelegt. Bei ihrer weiteren Entwicklung aber genügt ein gewöhnlicher Zentralzylinder nicht, um die sich rasch verdickenden Knollen mit Wasser zu versorgen und infolgedessen fangen die Initialzellen gleichzeitig mehrere Stelen zu bilden an. Die Verzweigung der Knollen vergrößert ihre mit Wurzelhaaren versehene Oberfläche und erleichtert ihre Nahrung.

Ich halte die Meinung, welche ehemals von H. Schacht und E. Prillieux über den Knollenbau aufgestellt wurde, für ganz richtig: „Ces racines", sagt der letzte Autor, „se divisent par leur éxtrémité en un nombre plus ou moins grand de lobes on de digitations, par suite d'une partition qui s'y produit normalement" (31).

Es muß hier auch bemerkt werden, daß die jungen Pflanzen derselben Art keine handförmigen, sodern einfache ungeteilte Knollen haben, wie ich es z. B. bei jungen Individuen von Gymnadenia conopsea, Orchis maculata und O, sambucina oft beobachtet habe. Bei der letzten Art bleiben zuweilen auch die Knollen erwachsener Individuen ungeteilt und spindelförmig. Einige sekundäre Erscheinungen bekräftigen diese Erklärung noch mehr.

Entwicklung der Knollen bei ruhenden Knospen.

Wenn die junge, für das nächste Jahr gebildete Knolle irgendeiner Ursache wegen zugrunde geht, so kann die Ophrydineenpflanze statt ihrer eine neue Knolle zu entwickeln und zwar aus einer ruhenden Knospe, welche in den Achseln der Grundblätter stets vorhanden sind. Diese Tätigkeit der Ophrydineen ist schon seit langem gut bekannt. Im Jahre 1856 hat Regel das Mittel gezeigt, womit man aus den ruhenden Knospen neue Knollen zur Entwicklung bringen kann. Diese Erscheinung ist auch von Reichenbach bei Orchis Morio, Ophrys bombylifera und Serapias lingua beobachtet worden. Germain de St. Pierre hat sie bei Orchis galeata, O. Simia und Loroglossum hircinum und E. Prillieux bei Herminium monorchis beobachtet.

Ich habe die Gelegenheit gehabt, diese Erscheinung in der Natur bei Platanthera bifolia und Gymnadenia conopsea zu beobachten. In beiden Pflanzen konnte ich diese Erscheinung auch künstlich hervorrufen, außerdem auch in Orchis Morio, O. ustulata, O. latifolia, O. cordigera, O. incarnata, O. maculata, O. sambucina, Herminium monorchis, Platanthera chlorantha, Coeloglossum viride, Gymnadenia albida und Nigritella angustifolia.

In der Natur wird der Fall von Bildung sekundärer Knollen nur dann stattfinden, wenn die primäre junge Knolle aus irgendeiner Ursache stark verletzt wird oder gänzlich zugrunde geht. In solchen Fällen entwickeln sich gewöhnlich in den Achseln der unten liegenden Blätter neue Knollen, so daß wir statt einer jungen Knolle mehrere solche finden. (Ich habe bis sechs solche junge Knollen gleichzeitig auf einer Pflanze von Gymnadenia conopsea gefunden.)

Künstlich bekam ich diese Resultate[1]) bei einer Reihe von Versuchen, die unternommen wurden, um die Entwicklung der Knollen bei

1) Vgl. die analogen Versuche von Goebel an Aconitum Napellus (Goebel, Über Regeneration im Pflanzenreich. Biol. Zentralbl., Bd. XXIII (1902), pag. 429). Goebel hat auch (a. a. O. pag. 430) Versuche mit Erdorchideen beschrieben, die

verschiedenen Ophrydineen-Arten zu verfolgen. Diese Versuche wurden zu verschiedener Zeit und auf verschiedenen Nährboden unternommen und gaben in allen Fällen merkwürdig gleiche Resultate. Die ersten Versuche wurden in einem Gewächshause des botanischen Instituts der Universität München angestellt. 11 Exemplare von Orchis latifolia, sieben vôn O. ustulata und fünf von O. Morio wurden in Töpfe, die mit Erde von der Fundstelle gefüllt waren, gesetzt. Die jungen Knollen aller dieser Pflanzen wurden mitsamt ihren Knospen abgeschnitten. Die Versuche wurden in dem Monate April 1912 angestellt und nach 3 Monaten, Ende Juli, hatten die meisten Pflanzen schon neue junge Knollen in den Achseln ihrer Niederblätter gebildet. Die einen hatten nur eine neue Knolle gebildet, die anderen zwei bis drei. Es ist dabei interessant, daß bei einem Exmplar von O. Morio, welches während dieser Zeit ganz verfault war, die junge Knolle sich ganz normal entwickelt hat und ganz lebensfähig aussah[1]).

Von den neugebildeten Knollen von Orchis latifolia hatten die einen ihre gewöhnliche handartige Form, einige andere aber, statt sich handförmig zu entwickeln, blieben ungeteilt und spindelförmig, sehr ähnlich einer etwas verdickten Adventivwurzel (Textfig. 5). In einigen Fällen befanden sich die beiden Knollenarten (die handförmigen und die ungeteilten) an ein und derselben Pflanze. Diese abnormen Knollen erinnern ziemlich stark an die gewöhnlichen Knollen von Plathantera bifolia,d. h. sie haben mehrere Stelen, welche allmählich zusammenlaufen und einen gemeinsamen Vegetationspunkt haben.

Noch lehrreicher waren die Versuche mit Wasserkulturen, welche Möglichkeit gaben, den ganzen Entwicklungsgang zu verfolgen. In Nährlösungen geht die Orchideenkultur ziemlich schwierig, weil diese Pflanzen mit Schimmel leicht infiziert werden. Am besten gedeihen diese Kulturen in reinem destillierten Wasser, während die Nahrung für die Pflanzen den Reservestoffen der alten Knollen entnommen werden.

Juni 1912 wurden sieben Exemplare von Gymnadenia conopsea, zwei Exemplare von Orchis maculata und zwei Exemplare von Herminium monorchis in destilliertes Wasser gesetzt, während ihnen die Blütenstände, die jungen Knollen mit ihrer Knospe und alle Adventivwurzeln abgeschnitten wurden. Die alte Knolle wurde in Wasser getaucht, die Stengelbasis über dem Wasser befestigt und alle unter-

zeigen, daß die Knollenbildung an sonst ruhenden Vegetationspunkten herbeigeführt werden kann.

2) Einen solchen Fall habe ich auch in der Natur auf einem Exemplare von Gymnadenia conopsea beobachtet.

irdischen Teile der Pflanzen vor Licht geschützt. Nach einem Monat haben die sieben Pflanzen neue Knollen entwickelt, welche bei den ersten zwei Pflanzen teilweise auch einfach und spindelförmig waren, wie es oben für O. latifolia beschrieben ist. Dieselben Versuche wurden im Sommer 1914 im botanischen Institut der Universität Sofia wiederholt. In Töpfen mit Erde wurden fünf Exemplare von Orchis sambucina und sieben Exemplare von O. cordigera gesetzt, deren junge Knollen samt Knospen abgeschnitte n wurden. Andere zwei Exemplare von Orchis cordigera, acht Exemplare von Gymnadenia conopsea, drei Exemplare von Coeloglossum viride und zwei Exemplare von

Textfig. 5. Sekundäre Knollen von Orchis latifolia.

Nigritella angustifolia wurden in destilliertem Wasser angestellt nachdem sie derselben Operation unterworfen wurden. Das Resulta war in allen Fällen das gleiche. Die Entwicklung neuer Knollen begann bei verschiedenen Pflanzen nach verschiedener Zeit: am frühesten be Gymnadenia conopsea (nach einer Dauer von 15—20 Tagen), dann bei Coeloglossum viride (nach 20 Tagen), bei O. sambucina und O. cordigera (in die Erde gepflanzt), ungefähr nach 25 Tagen; am spätesten bei Gymnadenia albida, O. macedonica (im Wasser) und Nigritella angustifolia (mehr als nach einem Monate). In einem Falle bei (Nigritella) hatte die neue Knolle eine typische wurzelartig Form. In ihr war nur ein Zentralzylinder vorhanden, der jedoch an seiner

Basalteil im Querschnitt nicht rund, sondern verlängert oval war, was gewöhnlich bei den Knollen vor der Teilung oder gleich nach dem Zusammenschmelzen ihrer Stelen der Fall ist. Andere neue Knollen stellten die mannigfaltigsten Übergangsformen zu den gewöhnlichen Platanthera-ähnlichen vor. Manche hatten andererseits die für diese Pflanzen normale handartige Form.

Die Beobachtung über ihre Entwicklung zeigen in den drei Fällen keinen besonderen Unterschied. Die Knolle erscheint stets an der Basis einer ruhenden Knospe als ein rundlicher Körper, der sich endogen entwickelt hat und dann die außerhalb liegenden Gewebe durchreißt. Eine Zeitlang entwickelt sich dieser Körper weiter, immer oval bleibend, später aber beginnt in einigen Knollen eine normale Teilung des Vegetationspunktes und sie nehmen infolgedessen eine handartig geteilte Form an, bei anderen aber findet eine solche Teilung nicht statt und die junge Knolle bleibt ungeteilt, bis sie endlich die eigentümliche spindelige Form annimmt.

Ähnliche ungeteilte, spindelförmige Knollen hatte ich Gelegenheit, auch in der Natur bei den oben erwähnten Exemplaren von Gymnadenia conopsea zu beobachten. Wenn die Pflanze genügend genährt ist, wie es in der Natur der Fall ist, entwickelt sie gewöhnlich zur gleichen Zeit mehrere Knollen, indem sie alle in den Achseln der Niederblätter vorhandenen Knospen ausnützt. Bei der Kultur in destilliertem Wasser und folglich bei einer ärmlichen Nahrung benützt die Pflanze nur eine ihrer ruhenden Knospen, und infolgedessen kann der Versuch auf die Weise erneuert werden, daß die neugebildete Knolle entfernt und dadurch die Entwicklung einer folgenden hervorgerufen wird. Bei Gymnadenia conopsea erhielt ich auf diese Weise nacheinander drei junge Knollen.

In zwei Fällen (an einem Exemplar von Orchis cordigera und einem von Nigritella angustifolia) habe ich die Erscheinung beobachtet, welche zuerst von J. Fabre beschrieben wurde und welcher N. Bernard eine besondere Bedeutung zuschreibt. Es waren nämlich die ruhenden Knospen dieser Pflanzen als kurze Zweige entwickelt. Die alten Knollen und alle Wurzeln waren in diesen Fällen verfault und infolgedessen waren die Pflanzen von der symbiotischen Rhizoctonia frei. Diese Beobachtung entspricht der von N. Bernard gegebenen Erklärung über den Zusammenhang zwischen der Knollenbildung und dem Vorhandensein des Pilzes.

Diese Versuche, sowie die Beobachtungen über den normalen Entwicklungsgang der Ophrydineenknollen bekräftigen die Erklärung, daß

die Knollen ursprünglich als einfache Organe erscheinen; bei dem folgenden raschen Wachstum in die Breite, wo die Vergrößerung der Knollenoberfläche, welche stets mit Wurzelhaaren versehen ist, nötig wird, teilt sich die Knolle handförmig durch die Teilung ihres Vegetationspunktes. Wenn aber die Nahrung zu spärlich ist, wie es der Fall bei den oben erwähnten Versuchen war, ist eine ähnliche Teilung nicht notwendig, und die Knolle kann ihre ursprüngliche einfache Form behalten.

Wenn die Knolle nicht gänzlich weggeschnitten wird, d. h. nicht samt ihrer Knospe, sondern letztere gelassen wird und man nur den fleischigen Unterteil entfernt, so enthielt man andere Resultate. In solchen Fällen geht die Knospe nicht zugrunde, sondern beginnt nach einer gewissen Zeit, nachdem ihre Wunde geheilt oder getrocknet ist, einen Büschel Adventivwurzeln an ihrer Basis zu bilden. Solche Resultate bekam ich bei allen meinen Versuchen, um eine Regeneration der jungen Knolle hervorzurufen, welche ich mit Orchis latifolia, O. maculata, O. Morio, Gymnadenia conopsea, G. albida, Coeloglossum viride und Nigritella angustifolia unternommen habe. Während mir in keinem Falle eine Regeneration, sondern nur eine Heilung oder Trocknung der geschnittenen Stelle gelang, bekam ich statt dieser in allen Fällen eine massenhafte Bildung von Adventivwurzeln.

Es muß hierbei bemerkt werden, daß alle diese Wurzeln vollkommen normal und dünn waren. Nur in einem Fall bei Gymnadenia conopsea sahen sie etwas geschwollen aus und schienen einen Übergang zur gewöhnlichen Knollenform darzustellen.

Diese Erscheinung ist mit der Adventivwurzelnatur der Knolle vollkommen erklärbar. Nach ihrem Wegschneiden ersetzt sie die junge Knospe durch neue Adventivwurzeln. Dabei begünstigt die reiche für die Knolle bestimmte Nahrung die Bildung mehrerer normaler Wurzeln gleichzeitig[1]).

Der wahre morphologische Charakter der Ophrydineenknolle und ihr Ursprung wird uns nur dann klar werden, nachdem wir die erste Bildung dieses Organs an einem jungen Individuum von den Ophrydineen beobachtet haben, d. h. an einer Pflanze, die erst aus dem Samen keimt und ihre Organe zu bilden beginnt. Die Organe einer solchen jungen Pflanze werden ihrem ursprünglichen Zustand am nächsten stehen.

---

1) Vgl. Goebel, a. a. O. pag. 109 betr. Aconitum.

Keimpflanzen der Ophrydineen.

Orchideenkeimpflanzen wurden zuerst von Salisbury (35) gefunden und beschrieben, der eine Beschreibung und Zeichnung junger Pflanzen von Orchis Morio und Limodorum abortivum gegeben hat. Seitdem wurden Keimpflanzen von Orchideen mehrere Male beschrieben. Unter diesen Beschreibungen soll die von Irmisch an erster Stelle erwähnt werden, weil seine Beschreibung der Entwicklung von Orchis militaris (23) besonders ausführlich und genau ist. Außerdem wurde die Entwicklung der Orchideen auch von anderen Autoren beschrieben. So beschreibt H. Schacht die Entwicklung von Orchis maculata (36), J. Fabre die von Ophrys apifera (19). Beschreibungen dieser Art wurden auch von J. Beer, E. Prillieux, Goebel, Treub, N. Bernard und H. Burgeff gemacht. Zeichnungen von Orchideenkeimpflanzen finden wir auch anderswo, z. B. in dem Lehrbuche von G. Bonnier et L. de Sablon. Jedoch am ausführlichsten ist die Entwicklung der Ophrydineen von Irmisch und Fabre beschrieben.

Die Samen aller Orchideen haben, wie bekannt, eine äußerst reduzierte Organisation, da ihre netzartige Schale nur einen undifferenzierten eiförmigen Keimling und keine Reservestoffe enthalten. Wir wissen jetzt durch N. Bernard's und H. Burgeff's Untersuchungen, daß ihre Keimung nur nach dem Infizieren von der mit der Pflanze in Symbiose lebenden Rhizoctonia stattfindet. Die saprophytische, undifferenzierte, kreiselförmige chlorophyllose und mit Wurzelhaaren versehene Keimpflanze wurde dank ihrer Ähnlichkeit mit dem von Bruchmann entdeckten Protokorm der Lycopodiaceen, von N. Bernard mit demselben Namen „Protocorm“ bezeichnet, welchen Namen wir fernerhin auch beibehalten wollen[1]).

Eine Anzahl von Protocormen verschiedener Ophrydineen-Arten wurden von mir in verschiedenen Entwicklungsstadien untersucht. Diese Keimpflanzen habe ich in verschiedenen Gegenden Bayerns und auch Bulgariens gesammelt, so daß ich annehmen kann, daß diese Keimpflanzen in der Natur nicht so selten sind, wie man es nach der geringen Zahl von Beschreibungen dieser Art vielleicht annehmen könnte. Ihr holosaprophytisches Leben scheint in manchen Fällen ein mehrjähriges zu sein. Die Struktur und Entwicklungsgeschichte dieser Keimpflanzen ist in verschiedenen Pflanzenarten nicht dieselbe und unterscheidet sich

---

1) Vgl. dagegen die Kritik Goebel's in Biolog. Zentralbl., XXXV (1915), pag. 218.

bei manchen Arten ziemlich viel von dem bis jetzt bekannten und von J. Fabre und T. Irmisch beschriebenen Entwicklungsweise.

Entwicklung von Orchis Morio.

Keimpflanzen von Orchis Morio wurden von mir in einer Sumpfwiese nahe Karlsfeld bei München im Frühling 1912 gefunden. Sie lagen 3—5 cm tief in dem Boden unter den gruppenweise wachsenden erwachsenen Pflanzen derselben Art. Nach ihrem Alter geordnet, konnten sie mir ein vollkommenes Bild ihrer Entwicklung geben, von dem Zustand eines fast mikroskopischen chlorophyllosen Protocormes anfangend, bis zu den ganz erwachsenen blühenden Individuen. Im ganzen wurden 21 junge Pflanzen (ich rechne nur die ersten Entwicklungsstadien) gesammelt und zwar zweimal: Anfang April und nach 2 Monaten, Ende Juni.

Außer mit der mikrotomtechnischen Methode konnten die Pflänzchen ihrer zarten Struktur wegen unmittelbar unter dem Mikroskop untersucht werden, nachdem sie zuerst durchsichtig gemacht wurden. Das geschieht sehr leicht mit Hilfe einer verdünnten Lösung von Kalilauge, welche den Zellinhalt löst und die Pflänzchen fast ganz durchsichtig macht. Man darf jedoch nicht zu lange mit Kalilauge einwirken, da in solchem Fall, infolge Einwirken der Kalilauge auf den in den Pflänzchen sich befindenden Schleim, nach gewisser Zeit eine Trübung entsteht. Die mit Wasser gut gewaschenen Pflänzchen wurden darauf mit Borax-Karmin schwach gefärbt, und dann auf einen Objektträger mit linsenförmiger Vertiefung in Glyzerin übertragen, wo sie als Dauerpräparate aufbewahrt sind. Diese Präparation hat den Vorzug, daß alle inneren Pflanzenteile bei ihrer normalen relativen Lage beobachtet werden können. Die anderen Pflanzen wurden in Mikrotomschnitten untersucht.

Die kleinsten von den gefundenen Pflanzen, 0,7—0,75 mm lang, stellen ein typisches Protocorm, weißlich und eiförmig, mit etwas gegrümmter unterer Spitze dar. Bei einigen Exemplaren waren sogar noch die Reste der netzartigen Samenschale bewahrt. Die Oberfläche eines solchen Protocormes ist reichlich mit langen Wurzelhaaren besät, deren Länge größer als der Durchmesser des Protocormes ist. An seinem oberen (breiteren) Ende ist eine Knospe angelegt. Innerlich untersucht, besteht ein solches Protocorm aus einem dünnwandigen parenchymatischen Gewebe mit großen Zellkernen und deutlichen Körnchen; hie und da enthalten sie Raphiden von Calciumoxalat. Durch ihre Hauptachse läuft ein Zentralzylinder. Er ist nur undeutlich differenziert, doch

die Anordnung seiner drei bis vier Gruppen Schraubengefäße entspricht am nächsten der radialen Struktur, welche die Wurzeln charakterisiert. Auch seine einschichtige Endodermis ist mit der der Wurzeln und Knollen der Ophrydineen ganz ähnlich. Dieser Zentralzylinder beginnt in einer gewissen Entfernung von der an dem oberen Ende liegenden Knospe und endigt, ehe er die gekrümmte untere Spitze erreicht hat.

Die Zellen, welche die Knospen bilden, sowie auch diejenigen, die unter ihr liegen, unterscheiden sich von den anderen durch ihre viel geringere Größe. Der untere Teil des Protocormes, sowie auch seine Peripherie sind stark verpilzt. Der obere Teil und ein gewisser Raum um den Zentralzylinder sind dagegen von den Pilzen ganz frei. Von einer Wurzelhaube ist in einem solchen Keimling keine Spur zu finden. G. Bonnier und L. de Sablon in ihrem Lehrbuche der Botanik definierten (ähnlich wie früher Goebel) ein solches Protocorm als „une sorte d'axe hypocotyle, qui porte de poils absorbants" (12). Es muß hier bemerkt werden, daß außer dem Vorhandensein von Wurzelhaaren auch die Anordnung der Elemente im Zentralzylinder, sowie auch die Endodermis mit einer für die Ophrydineenwurzeln typischen Form diesen Körper einer Wurzel sehr ähnlich scheinen lassen, so daß man ihn leicht für eine solche halten könnte, wenn ihm nicht die Wurzelhaube fehlte.

Ohne sich merkbar zu vergrößern, fängt dieser Keimling an, sein erstes Organ zu bilden. An der Basis seiner Knospe, unmittelbar unter ihrem zweiten Blatte, beginnt die endogene Entwicklung eines runden Körpers. In diesem Körper ist schon eine Wurzelhaube bemerkbar. Auf solche Weise beginnt die Bildung der ersten Knolle. Diese Entwicklung der Knolle ist der, die wir im Herbst bei einer erwachsenen Ophrydineenpflanze beobachten können, sehr ähnlich. Die junge Knolle liegt ursprünglich horizontal und ist mit ihrer Haube nach vorn gerichtet.

Bald darauf beginnt die Bildung eines zweiten Organs. Unterhalb der Knolle, seitlich des Protocormes, wächst die erste adventive Wurzel aus. Es ist merkwürdig, daß ihe Auswachsen ohne Zerreißen des Gewebes vor sich geht und diese Wurzel wie eine seitliche Verlängerung des Protocormes erscheint. Auch in den Mikrotomschnitten sieht sie wie eine unmittelbare Fortsetzung des umliegenden Gewebes und nicht wie eine aus ihm endogen entwickelte aus. Es muß hier bemerkt werden, daß nach den Zeichnungen von Irmisch die erste Adventivwurzel in den Protocormen von Orchis militaris endogen gebildet wird und eine Coleorhiza besitzt. Trotz allem meinem Nachforschen konnte ich weder bei Orchis Morio, noch bei den anderen unten erwähnten Arten das Vorhandensein einer Coleorhiza bei der ersten Wurzel feststellen.

Gleichzeitig mit der Bildung der ersten adventiven Wurzel kommt ein anderes sehr charakteristisches Phänomen vor. Das Meristemalgewebe unter dem Vegetationspunkte beginnt eine rasche Tätigkeit zu entwickeln und wächst horizontal aus. Ein gleiches rasches Auswachsen ist zu derselben Zeit in dem Meristemalgewebe an der Basis des dritten Blattes bemerkbar. Infoldegessen wachsen beide Teile horizontal aus, während sie ein geschlossenes Röhrchen bilden, an dessem Boden sich die junge Knolle mit dem Vegetationspunkte befindet, die von diesem Auswuchs mitgezogen wird. Die junge Knolle vergrößert sich und bildet innerhalb einen Zentralzylinder, der schwach differenziert ist, jedoch einen ausgesprochenen wurzeligen Bau und eine charakteristische einschichtige Endodermis besitzt. Mit dem weiteren Auswachsen zerreißt die Knolle das umliegende Gewebe und kommt in unmittelbare Berührung mit der Erde, wobei sie zahlreiche Wurzelhaare an ihrer Oberfläche entwickelt.

Gleichzeitig mit dieser Entwicklung wachsen das zweite und dritte Blatt der Knospe aus, welche an ihrer ursprünglichen Stelle auf dem Protocorm bleiben. Das erste Blatt bleibt schwach entwickelt, das zweite entwickelt sich bis zu einem gewissen Grad und bleibt schuppenartig, das dritte erreichte eine Länge von 3—4 cm und erhebt sich über dem Boden. Zweifellos ist seine Assimilationstätigkeit die Ursache der Anhäufung der Stärke in der ersten Knolle. Ich fand in der Erde gleichzeitig ganz junge eiförmige Protocorme sowie auch Pflänzchen, welche schon Blätter und Knollen entwickelt hatten. Ganz gleiche Formen habe ich auch 3 Monate später gefunden. Dieser Umstand gibt mir Grund zu glauben, daß die oben beschriebene Entwicklung nicht in einer, sondern wenigstens in zwei Vegetationsperioden stattfindet. Es ist sehr wahrscheinlich, daß während der ersten Vegetationsperiode der Samen zu keimen beginnt und ein eiförmiges Protocorm bildet, ohne daß sich dabei eine Knolle entwickelt. Während der zweiten bilden sich die ersten Knollen und die ersten Blätter. Während der dritten Vegetationsperiode geht wahrscheinlich die weitere Entwicklung vor. Die erste Knolle ist mit ihrer Knospe von dem zugrunde gegangenen Protocorm vollkommen isoliert, der Vegetationspunkt beginnt seine Tätigkeit und bildet ein kurzes Rhizom, das auf seinem oberen Ende oberirdische Blätter trägt. Diese Blätter unterscheiden sich von jenen einer erwachsenen Pflanze nur durch ihre geringe Größe. Dieses Rhizom ist bei *Orchis Morio* viel schmäler als der Durchmesser der Knolle und ganz ähnlich mit dem unterirdischen Teile einer erwachsenen Pflanze. In der Achsel des dritten Blattes befindet sich eine junge Knospe, an deren Basis

sich die zweite junge Knolle in gleicher Weise wie die erste ausbildet. Ihre Entwicklung und ihr Wandern geschieht auf die oben beschriebene Weise. Sie unterscheidet sich von der ersten Knolle nur dadurch, daß sie größer ist und nicht nur eine, sondern zwei bis vier Stelen enthält, die von einem Vegetationspunkte gebildet sind und alle in ihrer unteren Spitze zusammenschmelzen. Wenn man die relative Größe der blühenden und sterilen Pflanzen und besonders die Zahl der Stelen in den Knollen betrachtet (letzteres wird weiter unten besprochen), muß man annehmen, das sich der Cyclus einer sterilen Entwicklung wenigstens noch einmal wiederholt, so daß eine Pflanze von Orchis Morio nicht früher als im 5. Jahr nach der Keimung des Samens zu voller Entwicklung und Blüte gelangt. In Wirklichkeit aber ist dieser Zeitraum wahrscheinlich bedeutend größer. Nach E. Pfitzer's Meinung vergehen 8—10 Jahre bis eine Ophrydinee, die ihr Protocorm während eines Jahres entwickelt, zu blühen beginnt, was jedenfalls sehr wahrscheinlich klingt.

Entwicklung von Orchis mascula.

Die Keimpflanzen von Orchis mascula wurden von mir zum erstenmal im Juni 1912 auf der „roten Wand" in den bayerischen Alpen auf einer feuchten Alpenwiese und dann im Mai 1914 am Witosaberge oberhalb des Dorfes Bojana in Bulgarien inmitten eines Strauches gefunden. Das von den beiden Standorten gesammelte Material zeigte ein ganz ähnliches Entwicklungsbild dieser Pflanze, das jedoch von dem vorher beschriebenen Falle etwas abweicht.

Im ersten Entwicklungsstadium stellt die Pflanze ein chlorophyllloses Protocorm dar, das bis 2 mm lang und einem solchen von Orchis Morio ganz ähnlich ist. Auf die oben beschriebene Weise wird auch hier die erste Knolle an der Basis des Vegetationspunktes angelegt und wandert, dann mit ihm in den Kanal zusammen, der durch einen Auswuchs der Basis des dritten Blattes und des Meristemalgewebes unter dem Vegetationspunkte gebildet ist. Schon in diesem Entwicklungsstadium macht sich ein interessanter Unterschied geltend. In dem Falle von Orchis Morio entsteht gleichzeitig mit der Entwicklung der ersten Knolle an dem Protocorm auch das erste chlorophyllhaltige Blatt, durch dessen Tätigkeit in der Knolle die Stärke angehäuft wird. Anders ist es bei Orchis mascula; die ersten Blätter der Keimpflanze bleiben unentwickelt, unterirdisch und chlorophyllos, infolgedessen die ganze Pflanze holosaprophytisch bleibt. Interessant ist der Umstand, daß bei diesen Bedingungen die erste Knolle von O. mascula auch so viel Stärke in ihren Zellen enthält, wie es in allen ihren sich später bildenden Knollen

der Fall ist. Da in diesem Falle von einer Assimilation keine Rede sein kann, so erscheint dieser Umstand ziemlich rätselhaft.

Nachdem die erste Knolle überwintert hat, beginnt ihre Knospe eine neue Tätigkeit, indem sie auswächst und ein kurzes Rhizom bildet. Diese Bildung unterscheidet sich jedoch wesentlich von Th. Irmisch's Beschreibung für Orchis militaris und N. Bernard's für Orchis montana und Ophrys apifera. Nachdem sich das Rhizom zu einem dünnen Auswuchs entwickelt hat, schwillt es rasch an und bildet einen kugeligen knollenartigen Körper. Dieser Körper befindet sich oberhalb der Knolle und ist mit ihr mittels eines ganz kurzen und dünnen Sproßteiles verbunden (Taf. II, Fig. 21). An der Basis dieses knollenartigen Rhizoms sind die Spuren der ersten Blätter bemerkbar, sonst aber bleiben auf der übrigen Oberfläche keine weiteren Spuren davon zurück und statt dieser sind dort zahlreiche Wurzelhaare vorhanden. Das Rhizom hat einen Zentralzylinder mit schwach ausgebildeten Elementên, doch ohne die für die Ophrydineenwurzeln und Knollen charakteristische Endodermis. Der peripherische Teil des Rhizoms ist stark mit Rhizoctonia infiziert; die Zellen seines Zentralteiles sind dagegen mit Stärke gefüllt. Das Rhizom endet mit einer kleinen Knospe und entwickelt seitlich eine adventive Wurzel.

Die weitere Entwicklung ist eine Wiederholung desselben Cykels. An der Basis des dritten Blattes des Rhizoms differenziert sich die zweite Knolle der Pflanze und entwickelt sich dann auf die gewöhnliche Weise. Bei ihrer Entwicklung bleiben die Blätter der Knospe noch immer reduziert und chlorophyllos und die ganze Pflanze bleibt holosaprophytisch, d. h. daß alle Stärke, die sich in der ersten Knolle, in dem knollenartigen Rhizom und auch in der zweiten Knolle befindet, ohne Photoassimilation gebildet sein soll.

Im nächsten Jahr wird die Entwicklung auf dieselbe Weise wiederholt, d. h. die sich an der zweiten Knolle befindliche Knospe bildet ein neues knollenartiges Rhizom von demselben Bau wie das erste. In der Achsel des dritten Blattes der an dem Rhizom befindlichen Knospe wird die junge dritte Knolle angelegt. Mit ihrer Entwicklung und Trennung fangen die Blätter der Knospe gleichzeitig an auszuwachsen, das dritte Blatt erhebt sich über dem Boden und in ihm bildet sich jetzt zum erstenmal Chlorophyll. Vergleichen wir die gefundenen Pflanzen miteinander, so können wir annehmen, daß die Bildung eines solchen knollenartigen Rhizoms sich im Laufe der Entwicklung mindesten noch einmal wiederholt; bei dieser wiederholten Entwicklung hat die Pflanze zwei oder mehrere grüne Blätter. Vergleichen wir diese Entwicklung mit

der von Orchis Morio, so können wir berechnen, daß eine blühende Pflanze von Orchis mascula frühestens im sechsten Jahre nach ihrer Keimung auswächst. Das berechnete Minimum ist doch zweifellos kleiner als der wirkliche Zeitraum. Während der Zeit von 2—3 Jahren lebt das Pflänzchen unterirdisch als Holosaprophyt. Über die Zahl der Stelen in den ersten Knollen von Orchis mascula ist das über O. Morio schon erwähnte nur zu wiederholen, d. h. die erste Knolle enthält eine einzige Stele, die zweite hat derer zwei bis vier und die folgenden haben immer mehr solche.

Entwicklung von Orchis ustulata.

Junge Pflanzen von Orchis ustulata wurden von mir zum erstenmal im April 1912 auf einer feuchten Wiese nächst Karlsfeld bei München gefunden und dann noch einmal nach 3 Monaten auf demselben Standorte gesammelt. Sie lagen im Humusboden 5—10 cm tief unter den erwachsenen Pflanzen derselben Art. Im ganzen wurden 80 saprophytische Pflanzen gefunden, was die Möglichkeit bietet, sich ein annäherndes Bild der eigentümlichen Entwicklung dieser Pflanzen zu schaffen.

Die kleinsten unter den gefundenen Protocormen waren 0,7 bis 0,85 mm lang und hatten noch an ihrer unteren, etwas gekrümmten Spitze die Reste der netzartigen Samenschale bewahrt. Sie sind eiförmig, schmutzig weiß und mit sehr langen Wurzelhaaren versehen, deren Länge bis dreimal größer als der Durchmesser der Pflanze selbst ist. An dem Protocorm befindet sich eine kleine schwach entwickelte Knospe. Das Protocorm von Orchis ustulata enthält keinen Zentralzylinder, der in den oben beschriebenen Pflanzen immer vorhanden ist. An dessen Stelle befindet sich eine Gruppe von großen dünnwandigen mit Reservestoffen erfüllten Zellen. Diese Reservestoffe in Form von Stärke sind schon in diesem so frühen Stadium zu finden. In den Zellen einer solchen Keimpflanze ist eine große Zahl von, um die Zellkerne gruppierten Leuciten bemerkbar. In diesen Leuciten, und besonders in jenen, die sich in den großen Zentralzellen befinden, kann man kleine Stärkekörner unterscheiden, die mit Hilfe von Jodtinktur leicht nachzuweisen sind.

Die weitere Entwicklung können wir an einer Reihe etwas größerer Pflanzen, und zwar bei solchen, die eine Länge von 1,5—2 mm erreicht haben, beobachten. Während ihr unterer Teil seine ursprüngliche Protocormform beibehalten hat, kann man am oberen Teil deutlich einen Zuwachs bemerken, der durch eine schwache Einfurchung vom ursprünglichen Protocorm getrennt ist. Dieser obere Teil ist durch die Tätigkeit der an dem Protocorm befindlichen Knospe gebildet und

stellt ein kurzes Rhizom dar; er trägt zahlreiche Wurzelhaare und die Spuren der ersten Blätter. Seine Zellen enthalten Stärke und manche auch Raphidenbüschel. Hier ist schon ein Zentralzylinder vorhanden, dessen Elemente noch nicht scharf differenziert sind; jedenfalls besitzt er keine Endodermis, die für die Wurzeln und Knollen kennzeichnend ist. Dieses Rhizom ist gar nicht von Pilzen infiziert und sieht weißlich aus, während der untere Teil bräunlich, stark verpilzt, ja sogar erschöpft und dem Verfaulen nahe ist. Es ist wahrscheinlich, daß die beiden Teile dieser saprophytischen Pflanze während zweier verschiedener Vegetationsperioden gebildet sind, und daß der obere Teil seine Entwicklung erst dann beginnt, wenn der untere Teil die seinige schon beendigt hat und im Absterben ist. Eine Reihe von Pflanzen derselben Art mit immer zunehmender Größe zeigt, daß die Entwicklung weiter schreitet. Das Rhizom wächst weiter aus, während das ganze Pflänzchen holosaprophytisch bleibt und seine Terminalknospe — klein, chlorophyllos und mit reduzierten Blättern bedeckt ist, welche beim Auswachsen des Rhizoms deutliche Spuren auf ihm hinterlassen. Unterdessen verfault der untere Teil der Pflanze und fällt allmählich ab. Das übrige Rhizom kann seiner Verpilzung und Bräunung nach in einige Abschnitte geteilt werden, die je verpilzter, dunkler und erschöpfter sind, desto mehr sie sich der unteren Spitze nähern. Die vordersten von ihnen sind immer frischer, enthalten Stärke und große Zellkerne mit Nukleolen. Das oberste Internodium bleibt ganz unverpilzt und enthält besonders viel Stärke. Zuweilen sind zwischen solchen Abschnitten schwache Einfurchungen bemerkbar, die wahrscheinlich darauf hindeuten, daß das Wachstum hier unterbrochen und dann wieder fortgesetzt wurde. Von der oben erwähnten Länge: 0,7—0,75 mm bis zu einer für die Orchideenprotocorme riesigen Größe von 2,5—3 cm, kann man alle verschiedenen Übergangsstadien der Entwicklung verfolgen, die scheinbar während mehrerer Vegetationsperioden vor sich geht. In einigen solchen stark entwickelten Rhizomen zählte ich bis 11 Internodien, wobei die untere Spitze schon ganz abgefault und verschwunden war.

Solche unterirdische Pflänzchen bestehen nur aus dem oben beschriebenen Rhizom und entwickeln weder Blätter noch adventive Wurzeln, sondern nur zahlreiche und lange Wurzelhaare. Dagegen zeigen diese Rhizome oft das Streben, sich zu verzweigen. Dies geschieht entweder durch das Entwickeln einer Knospe in der Achsel eines der Blätter, dessen Spuren sich an dem Rhizom befinden, oder mittels Gabelung des Vegetationspunktes (Taf. II, Fig. 16 u. 17). In beiden Fällen entwickeln sich die neugebildeten Knospen weiter auf dieselbe Weise, wie

das ursprüngliche Rhizom. Ob eine solche Verzweigung die Entwicklung zweier neuer Pflanzen verursacht, konnte ich an den gesammelten Materialien nicht feststellen, dies scheint mir jedoch sehr wahrscheinlich.

Nur nachdem das Protocorm eine Länge von 2,5—3 cm erreicht hat, beginnt er seine ersten Organe zu bilden, die der Pflanze zum selbständigen Leben notwendig sind. Diese Entwicklung geschieht beinahe auf die für Orchis Morio oben beschriebene Weise. Es werden fast gleichzeitig die ersten Adventivwurzeln und die ersten Blätter gebildet. Letztere sind fünf bis sechs an der Zahl, von denen sich die obersten über dem Boden erheben und bis 10 cm lang sind. Ungefähr in derselben Zeit wird die erste Knolle endogen angelegt und dann wächst sie aus, indem sie gleichzeitig mit dem Vegetationspunkte zusammen nach außen wandert. In diesem Falle aber ist die erste Knolle, der bedeutenden Größe des Protocorms und seiner ersten Blätter entsprechend, viel größer als es bei den anderen von mir beobachteten Ophrydineen der Fall war. Die von mir gemesenen Knollen waren bis 1,5 cm lang und dementsprechend groß war auch die Zahl der Stelen in ihnen; diese Knollen enthalten bis acht Stelen.

Im weiteren ist die Entwicklung nach der Art von Orchis Morio. Es findet hier keine Bildung knollenartiger Rhizome, wie dies bei Orchis mascula der Fall ist, statt. An der Knolle entwickelt sich aus ihrer Knospe ein kurzer blättertragender Sproß und dann wird in der Achsel eines seiner Grundblätter die zweite Knolle angelegt.

Wie man es nach den gefundenen Übergangsformen beurteilen kann, schreitet hier die Entwicklung einer blühenden Pflanze verhältnismäßig rasch vor. All die beschriebenen Entwicklungsstadien dieser Pflanzen kann man gleichzeitig an ein und derselben Stelle beobachten. Dieser Umstand bekräftigt die von mir oben ausgesprochene Meinung, daß die Entwicklung von Orchis ustulata während einer Reihe von Vegetationsperioden geschieht. Es wäre höchst interessant genau zu verfolgen, welche Zeit diese Ophrydinee für ihre Entwicklung braucht, die an die von Bruchmann bei Lycopodien beobachteten nahe erinnert. Richtige Resultate erhält man nur, wenn man nach derselben Methode verfährt, d. h. wenn man Orchissamen ansät bei den Bedingungen, welche den natürlichen entsprechen und dann das Gedeihen bis zur vollen Fntwicklung beobachtet[1]).

1) Ein Alkoholpräpärat von einer nach dem Alter angeordneten Reihe junger Pflanzen von Orchis ustulata, die der ganzen Entwicklungsgeschichte dieser Pflanze entspricht, befindet sich in dem botanischen Institut der Universität München. Alle übrigen von mir gesammelten jungen Pflanzen befinden sich jetzt in dem botanischen Institut der Universität Sofia.

Entwicklung von Orchis pallens.

Die drei oben beschriebenen Fälle von Entwicklung der Ophrydineen stellen drei Entwicklungstypen dar, die wahrscheinlich auch über die anderen Arten gewissermaßen ausgedehnt werden können. Die von Th. Irmisch beschriebene Entwicklung von Orchis militaris, J. Fabre's von Ophrys apifera und N. Bernard's von Orchis montana scheinen alle nach dem Typus von Orchis mascula geschehen zu sein. Wie ich nach diesen Beschreibungen und nach einigen einzelnen von mir beobachteten Pflänzchen beurteilen kann, finden an den Protocormen dieser Pflanzen keine bedeutenden Veränderungen statt, bis zur Bildung der ersten Knolle. Diese bildet ihrerseits, nachdem sie sich von dem Protocorm getrennt hat, ein kurzes Rhizom, welches auch als Reservestoffbehälter dient. Die Entwicklung dieser Pflanzen unterscheidet sich von der von Orchis mascula nur darin, daß das knollenartige Rhizom bei ihr angeblich gleichzeitig grüne Blätter entwickeln soll. Auch die Verbindung dieses Rhizoms mit der Knolle scheint etwas dicker zu sein und nicht so dünn und zart wie bei O. mascula. Für Ophrydineen mit handförmigen Knollen ist es überhaupt charakteristisch, daß ihre ersten Knollen und auch wahrscheinlich einige folgende einfach und ungeteilt sind. Jedenfalls braucht die Entwicklung dieser Pflanzen weitere ausführlichere Untersuchungen.

Einen interessanten Fall von Entwicklung stellt Orchis pallens dar, deren Keimpflanzen ich im Frühling 1914 in einem humusreichen Boden im Walde beim Kloster Tscherepischki und später bei ähnlichen Bedingungen am Lulin-Berge (beides in Bulgarien) gefunden habe. In ihr scheint die Entwicklungsweise von O. ustulata mit der von O. mascula kombiniert zu sein.

Die Entwicklung des Protocormes geschieht hier jedoch wahrscheinlich nicht so langsam, wie es bei O. ustulata zu vermuten ist. Darüber kann man nicht nur von der undeutlich differenzierten Verpilzung des Protocormes und seinem fast gleich frischem Zustande urteilen, sondern auch vom Umstand, daß hier nie mehrere verschiedene Entwicklungsstadien gleichzeitig zu finden sind, nämlich nicht mehr als drei verschiedene Entwicklungsphasen (wenn nur von den jüngsten noch blattlosen Formen die Rede ist). Nach den von mir gefundenen Pflanzen zu urteilen, nimmt das Protocorm schon im zweiten Jahre nach seiner Keimung die Form eines kurzen und dicken Rhizoms an und wird bis 1 cm lang und 0,5 cm dick. Der untere Teil des Rhizoms ist mit zahlreichen Wurzelhaaren versehen, während der obere nackt ist und die

Spuren von drei bis vier Blättern trägt. Ursprünglich enthält das Protocorm, so wie auch bei O. ustulata keinen Zentralzylinder, sondern statt diesem eine Gruppe großer mit Stärke gefüllter Zellen. In dem Rhizom ist ein Zentralzylinder vorhanden, der auch nicht deutlich differenziert ist, jedenfalls keinen wurzeligen Bau hat. Das Rhizom enthält eine große Menge von Stärke, deren Bildung sehr eigentümlich ist und wahrscheinlich in Verbindung mit der Verpilzung dieses Protocorms steht. Im Querschnitt durch seinen mittleren Teil scheint das Protocorm in konzentrische Schichten zerteilt zu sein. Die großen Zellen, welche um den Zentralzylinder einige Schichten bilden, sind mit Stärke gefüllt; ein zweiter mehrschichtiger Ring von mit Stärke gefüllten Zellen befindet sich an der Peripherie des Protocorms und besteht aus kleinen Zellen. Zwischen diesen Ringen liegen vier bis fünf Schichten mittelgroßer Zellen, welche stark verpilzt, jedoch lebendig sind und große Zellkerne enthalten. Außerdem ist die einschichtige Epidermis des Pflänzchens, sowie seine Haare auch verpilzt, so daß das Protocorm im Querschnitte außer dem Zentralzylinder noch vier konzentrische Schichten enthält, von denen zwei Stärke enthalten und zwei verpilzt sind.

Bei einigen Pflanzen geschieht die Bildung der ersten Knolle wie bei O. Morio, so, d. h. daß die Pflanze in derselben Zeit ihre erste chlorophyllhaltigen Blätter bildet. Bei anderen Individuen, die etwas tiefer in dem Boden liegen (10—15 cm), geschieht diese Entwicklung wie bei O. mascula und die Pflanze, indem sie ihre erste Knolle bildet, bleibt blattlos und holosaprophytisch. Die erste Knolle ist eiförmig, bis 4 mm lang und enthält eine bis zehn Stelen. Ihre weitere Entwicklung geschieht auch nach dem Typus von O. mascula, indem aus ihrer Knospe ein kurzes und dickes, fast zylindrisches Rhizom in horizontaler, d. h. zu der Knollenhauptachse senkrechter Richtung auswächst. Eine gleiche Rhizombildung wiederholt sich noch zwei- bis dreimal, währenddem schon die ersten chlorophyllhaltigen Blätter entwickelt werden. Dabei wird das Rhizom bei jedem neuen Geschlecht immer dünner, indem es sich immer mehr und mehr aufrichtet, bis man an der Stengelbasis einer völlig entwickelten Pflanze kein Rhizom meht unterscheiden kann.

Die Ophrydineen, wie auch alle anderen einheimischen Orchideen gehören zu den Sympodial-Acranthen (nach E. Pfitzer's Terminologie), bei welchen E. Pfitzer das Basal- und Endstück unterscheidet. Was eine erwachsene Ophrydineenpflanze betrifft, so soll sich das Basalstück von dem Scheitel der alten Knolle bis zu der Stelle erstrecken,

wo sich die junge Knolle bildet. Dieser Teil unterscheidet sich wirklich von dem übrigen Stengel dadurch, daß er eine Art Rhizom darstellt, das einige (drei bis fünf) schuppenartige Blätter trägt. Das Endstück trägt grüne Blätter und endigt in einer erwachsenen Pflanze mit dem Blütenstand; in den ersten Jahren ist es dagegen steril. Was den ausgestreckten Teil betrifft, der die junge Knolle samt ihrer Knospe auf sich trägt, so kann man ihn nicht für ein Rhizom halten. Obwohl er dem Bau seiner Gefäßbündel nach und der Anwesenheit von Spaltöffnungen wegen mit einem Sproß verglichen werden kann, ist dieser Teil kein Produkt der Tätigkeit des Vegetationspunktes und trägt deshalb keine Blattspuren weder bei seiner Basis noch auf seiner Oberfläche, selbst dann nicht, wenn dieser Teil ziemlich stark entwickelt ist (z. B. bei Herminium monorchis u. a.). Dieses Organ stellt eine Streckung des Meristemalgewebes dar, das in der Achsel eines Blattes der Mutterpflanze an der Basis der jungen Knospe und zwar an der ihres ersten Blattes liegt. Die inneren Elemente dieses Teiles sind dorsiventral angeordnet und das dickwandige mehrschichtige Perycikel, das die Ophrydineensproße, nicht aber ihre Blätter enthalten, ist hier nicht vorhanden. Nach diesen Merkmalen muß dieses Organ als ein stark herausgestreckter Grundteil des ersten Blattes der jungen Knospe und nicht als ein Teil des Sprosses der alten Pflanze betrachtet werden. Die vegetativen Organe einer Ophrydinee können leicht mit solchen eines Vertreters einer anderen nahestehenden Orchideengruppe, z. B. einer Epipactis u. dgl. verglichen werden. Stellen wir uns nur vor, daß jedes neue Basalstück von der alten Pflanze durch das eigentümliche Heraustreten der Basis seines ersten Blattes getrennt wird, daß sich das Rhizom selbst nur verhältnismäßig schwach entwickelt und die erste adventive Wurzel eine Knolle bildet. Die ganze unterirdische Entwicklung eines holosaprophytischen Protocormes, einschließlich des Wanderns einer Terminalknospe, stellt die Bildung seines ersten Basalstückes dar. Diese Entwicklung wird durch die Bildung des ersten sterilen Sprosses vollendet (die eventuell knollig sein kann), von welchem die zweite Knolle schon nicht durch das Wandern der Terminalknospe, sondern durch die Entwicklung einer Seitenknospe in der Achsel eines Grundblattes gebildet wird. Diese Entwicklung des ersten Basalstückes scheint bei O. Morio verhältnismäßig kurz zu sein, sie dauert bei O. mascula während einiger Vegetationsperioden, und bei O. ustulata wahrscheinlich eine Reihe von Jahren.

Die Zahl der Stelen in den Knollen.

J. Fabre und dann N. Bernard zeigten, daß die ersten Knollen der von ihnen untersuchten Ophrydineen nur Einen Zentralzyliner enthalten. Dies gilt auch für die meisten Arten, die ich untersucht habe, obwohl nicht für alle. Nämlich enthält die erste Knolle von Orchis ustulata bis acht und die von O. pallens bis 12 Stelen. In allen diesen Fällen ist die Zahl der Stelen in der zweiten Knolle immer höher als in der ersten und in der dritten Knolle ist sie noch höher. Die Untersuchung einer großen Zahl von erwachsenen (blühenden) Individuen verschiedener Arten zeigt, daß die Zahl der Stelen in der jungen Knolle in mehreren Fällen höher ist als in der alten. Weniger oft ist diese Beziehung ungekehrt. Die folgende Tabelle zeigt diese Beziehungen für 100 erwachsene Individuen von Orchis Morio.

Beziehung	Alte Knolle	Junge Knolle	Beziehung	Alte Knolle	Junge Knolle	Beziehung	Alte Knolle	Junge Knolle	Beziehung	Alte Knolle	Junge Knolle
+	12	16	+	24	31	0	29	29	0	36	36
+	12	27	+	25	27	—	29	25	—	36	31
0	15	15	+	25	28	+	30	34	—	36	25
+	16	26	+	25	31	+	30	33	—	37	25
+	17	23	—	25	23	+	31	34	+	38	41
+	17	24	—	25	23	+	31	37	—	38	27
+	17	24	+	26	28	+	31	35	—	39	34
+	19	28	+	26	30	0	31	31	—	39	26
+	20	23	+	26	32	—	31	30	—	40	28
+	20	24	+	26	39	—	31	29	+	42	45
+	20	36	—	26	24	+	32	34	—	42	30
+	20	37	+	27	30	+	32	34	—	43	38
+	21	28	+	27	30	+	32	36	—	43	37
+	21	29	+	27	30	+	32	38	+	44	52
+	22	30	+	27	31	+	32	39	0	44	44
+	22	37	+	27	31	+	33	34	—	44	28
+	23	24	+	27	33	—	33	30	—	44	40
+	23	32	—	27	24	+	34	36	—	44	41
+	23	37	+	28	30	+	34	38	0	46	46
+	23	24	+	28	30	0	34	34	—	47	25
0	23	23	0	28	28	—	34	30	—	47	39
—	23	18	—	28	26	—	34	27	—	51	41
+	24	27	+	29	34	+	35	36	—	52	40
+	24	30	+	29	38	—	35	32	—	53	46
+	24	30	+	29	44	+	36	40	—	54	32

Wir haben mit + die Fälle bezeichnet, wo die Zahl der Stelen in der jungen Knolle höher als in der alten ist, mit — die umgekehrten Beziehungen und mit 0 die Fälle, wo die Zahl der Stelen in den beiden Knollen gleich ist. In den 100 untersuchten Pflanzen haben wir + 59 mal, — 32 mal und 0— 9 mal. Außerdem stehen die — hauptsächlich

am Ende der Tabelle, wo die Zahlen der Stelen höher sind. Ebenso verhalten sich diese Zahlen in den Knollen anderer untersuchter Ophrydineen, nur sind die mit — bezeichneten Fälle bei einigen von ihnen (z. B. bei O. palustris) noch weniger. Überhaupt scheint die Zahl der Stelen von der Größe der Knolle unabhängig zu sein. Umgekehrt haben große und stark entwickelte Individuen sehr oft weniger Stelen in ihren Knollen, als kleinere und schwächere Individuen derselben Art. Man kann vermuten, daß die Zahl der Stelen in den Knollen während des ganzen Lebens der Pflanzen allmählich und unregelmäßig zunimmt, bis sie ein gewisses Maximum erreicht, und dann wieder etwas abnimmt. Die Gesamtzahl der Stelen in einer Knolle ist nie sehr hoch und die größte von mir in einer Knolle von Orchis pallens beobachtete Zahl war nicht größer als 100.

Durch neuere Untersuchungen über das Leben der Orchideen ist eine tiefe Beziehung zwischen ihrem Bau und der Anwesenheit von Pilzfäden in ihren unterirdischen Teilen konstatiert worden. Diese Abhängigkeit hat eine so große Bedeutung, daß es jetzt unmöglich ist, sich den Bau und die Entwicklung der Orchideen ohne Rücksicht auf dieses Zusammenleben zu erklären. Zuerst hat Reißeck im Jahre 1846 (33) die Anwesenheit von Mycelium in den Zellen der Orchideen beobachtet und sogar versucht, reine Kulturen von diesen Pilzen zu erhalten. Seither wurde die Mycorhiza der Orchideen vielmals beobachtet und studiert und endlich hat Frank in seinen Arbeiten (1885—1894) festgestellt, daß das Dasein von Pilzen in verschiedenen höheren Pflanzen und auch in den Orchideen einen Fall von Symbiose darstellt. Auch von großer Bedeutung waren die Arbeiten von N. Bernard und H. Burgeff, die feststellten, daß selbst die Vermehrung dieser Pflanzen durch Samen nur bei Anwesenheit und unter der Wirkung von Pilzen möglich ist. Die Frage über die Beziehungen zwischen der Gastpflanze und dem Endophyt wurden dann viel besprochen, so in den interessanten Arbeiten von Stahl, Galland, Laurent, Bönicke, Cortesi und Beau. Jedoch bleibt diese Frage bis heute noch streitig.

N. Bernard betrachtet die Beziehungen zwischen den zwei Komponenten als einen Fall von Parasitismus des Pilzes auf der Orchidee oder als eine Infektionskrankheit, an welche sich jedoch die Orchidee anpaßt und eine Art von Immunität erwirbt, wobei sie vermittelst ihrer Verdauungszellen oder Phagocyten die Ausbreitung der Pilze auf die Grenzen beschränkt, in den sie der Wirtpflanze nützlich sind. So hat der Pilz, nach Bernard, seine Bedeutung als Parasit nicht verloren,

nur ist sein Parasitismus beschränkt und die Wirtpflanze zieht aus ihm einen gewissen Nutzen.

Nach H. Burgeff stellen diese Beziehungen einen Fall von echter Symbiose dar, wobei sich die beiden Komponenten einander unterstützen und einander gleich nötig sind. Die gegenwärtigen Beziehungen haben sich vielleicht von dem ehmaligen Parasitismus entwickelt, doch da die Anwesenheit der Pilze von Anfang an der Orchidee nützlich war, so entwickelte die letztere ihrerseits günstige Anpassungen und so verbanden sich die beiden Organismen unzertrennbar miteinander.

Gallaud, der die Mycorhizen aller übrigen Pflanzen als Parasiten betrachtet, macht für die der Orchideen eine Ausnahme. Leider bespricht er diese Frage nicht eingehender.

Ganz anders ist die Meinung Cortesi's, der die Beziehungen zwischen dem Pilz und der Orchidee als einen Fall von Helotismus auffast, in welchem der Pilz eine untergeordnete Rolle spielt. Die Orchidee unterstützt und ernährt den Endophyt, soweit seine Anwesenheit ihr nützlich ist ihn endlich aber vernichtet, sobald die Zeit der Blüten und Vermehrung kommt.

Mit Rücksicht auf die oben beschriebenen Beobachtungen über die Entwicklung von Orchis ustulata, O. pallens und O. mascula scheint mir Cortesi's Meinung sehr viel für sich zu haben. Aus dem Umstand, daß die von Pilzen infizierten Zellen mancher höheren Pflanzen keine Stärke enthalten, schließt Gallaud, daß die Pilze sich von dieser Stärke ernähren und so ihre Wirtpflanzen ausnützen. In Wirklichkeit fehlt die Stärke auch in den verpilzten Zellen der Protocorme von Orchideen. Doch, da diese Pflänzchen holosaprophytisch und der Assimilation vollkommen unfähig sind, so kann in diesem Falle vom Parasitismus keine Rede sein. Umgekehrt können, wie es scheint, die Protocorme als Holosaprophyten ohne Pilze nicht existieren. Und diese Beziehungen können (wenigstens bei gewissen Arten) jahrelang dauern. Namentlich in ihren frühesten Entwicklungsstadien passen sich die Orchideen an diese beständige Unterstützung seitens der Pilze an. Wie gesagt, kommen die Ophrydineen verhältnismäßig langsam zur vollen Entwicklung und zum Blühen. Infolgedessen erscheinen diejenigen von ihnen, welche nur kurze Zeit als Holosaprophyten leben, auf dem Boden als sehr schwache und kleine Pflänzchen. Solche Pflänzchen sind für den Kampf ums Dasein nur sehr schwach ausgerüstet. So erscheint die erste grüne Pflanze von Orchis Morio über dem Boden in Form eines ganz kleinen Blattes, das 1—1½ cm lang und 1—1½ mm breit ist. Umgekehrt erscheinen die Ophrydineen, die ein langes holosaprophytisches Leben

führen, viel stärker und größer entwickelt über dem Boden. Die erste oberirdische Pflanze von Orchis ustulata hat z. B. zwei bis drei vollkommen entwickelte Blätter, die 10—15 cm lang und bis 0,75 cm breit sind. Ihrer Größe und Lebensfähigkeit nach unterscheidet sich eine solche Pflanze nur sehr wenig von einer vollkommen entwickelten. Von diesem Gesichtspunkte aus erscheint als primärer Entwicklungstypus der Ophrydineen der von Orchis Morio, mit einem verhältnismäßig kurzen holosaprophytischen Leben und rascher Bildung der ersten Blätter.

Umgekehrt stellen O. mascula und O. ustulata, welche sich längere Zeit unterirdisch entwickeln, einen sekundären Typus dar und diese Entwicklungstypen sind wahrscheinlich das Ergebnis einer Anpassung dieser Pflanzen an das Zusammenleben mit Pilzen. Bei Orchis ustulata scheinen einige Entwicklungsstadien, welche O. Morio eigentümlich sind, ausgefallen zu sein, so daß die erste Knolle von O. ustulata der Größe und der Zahl ihrer Stelen nach nicht der ersten, sondern einer späteren Knolle von O. Morio entspricht. Ihrerseits stellt auch O. Morio eigentlich keinen primären Entwicklungstypus dar, da auch ihre Entwicklung durch die Symbiose stark beeinflußt worden ist. Der eigentliche primäre Entwicklungstypus der Ophrydineen scheint sich im Laufe ihrer Evolution verwischt zu haben und gegenwärtig sollte man ihn vielleicht in gewissen verwandten Gruppen suchen.

Wie N. Bernard annimmt, verursacht die Symbiose mit Pilzen die Bildung knollenartiger Organe bei den Ophrydineen. Diese Organe stellen entweder metamorphosierte Sprosse dar, wie z. B. die Verlängerung des Protocorms bei O. ustulata und die knollenartigen Rhizome der jungen Pflanzen von O. mascula u. dgl. oder metamorphosierte Wurzeln, wie z. B. die gewöhnlichen Knollen der Ophrydineen. Jede Knolle stellt nur eine metamorphosierte Adventivwurzel dar und ist zweifellos ein ganz eigentümlicher Fall der Polystelie. Die Knollenbildung ist aber nicht direkt durch Pilze verursacht. In der jungen Knolle sind sie gar nicht vorhanden und (wie es Gallaud (20) zeigt), verursacht ihr Vorhandensein in den Wurzeln keine morphologische Veränderungen. Diese Erscheinung ist vielleicht durch die Wirkung der Rhizoctonia auf den ganzen Organismus der Wirtpflanze zu erklären. Wir können uns diesen Vorgang vorstellen, wenn wir die Untersuchungen Stahl's über die Mycorhiza mit denen Chandler's, Tansley's und Lugham's über die Polystelie bei den Farnen vergleichen. Der Zentralzylinder teilt sich (nach Chandler, Tansley und Luiham), da er einen starken Zufluß von Wasser erhält, ist aber (nach Van Tieghem und Douliot

(43)) unfähig, seinen Durchmesser zu vergrößern. Nach Stahl kommt ein solcher starker Zufluß von Wasser bei den Orchideen infolge der Wirkung ihrer Mycorhiza wirklich vor. Die Orchideen selbst absorbieren und transpirieren nur wenig Wasser, doch haben die symbiontischen Pilze eine große osmotische Kraft und dank dieser erhalten die Orchideen einen starken Zufluß von Wasser und darin gelösten Salzen.

Wenn wir nun zu den Knollen der Ophrydineen zurückkehren und annehmen, daß sie polystelische Organe darstellen, welche durch eine allmähliche innerliche Komplizierung einzelner Wurzeln gebildet worden sind, so müssen wir die Knollen von Platanthera bifolia als primären Typus betrachten. Diese Knollen bewahren oft in ihrem Grundteil die Reste eines gemeinsamen Zentralzylinders und auch ihre äußere Form hat die wurzelähnliche Gestalt noch nicht ganz verloren. Dann folgen die kugeligen Knollen von O. Morio, laxiflora u. dgl., welche wie die Reste des gemeinsamen Zentralzylinders so auch die wurzelförmige Fortsetzung verloren haben. Die letztere kann aber unter gewissen Bedingungen wieder erscheinen (wie der oben erwähnte Versuch mit Ophrys sp. gezeigt hat). Handförmige Knollen stellen eine andere selbständige Umgestaltung dar, die durch die Teilung des Vegetationspunktes bedingt ist. Unter gewissen Bedingungen können sie auch ihre ursprüngliche Form wieder erhalten. Die bis zum Grund geteilten Knollen von Gymnadenia albida sind nur ein besonderer Fall der handförmigen Knollen, bei welchen die Teilung etwas tiefer geht.

Literatur.

1) Beau, C., Sur les rapports entre la tuberisation et l'infestation des racines etc. C. R. Ac. Sc. Paris, 29 sept. 1913, Tome CLVII, pag. 512—515.

2) Beer, J., Beiträge zur Biologie und Morphologie der Orchideen. Wien 1863.

3) Bernard, N., Sur quelques germinations difficiles. Rev. gen. de Botan. 1900, Tome XII.

4) Ders., Conditions physiques de la tuberisation chez les vegetaux. C. R. Acad. de Sc. Paris 1902, Tome CXXXV.

5) Ders., Etudes sur la tuberisation. Rev. gen. de bot. 1902, Tome XIX, pag. 5—25, 58—71, 95—119, 170—183, 219—234, 269—279.

6) Ders., Recherches experimentales sur les Orchidées. Rev. gen. de bot. 1904, Tome XVI.

7) Ders., La culture des Orchidées dans ses rapports avec la symbiose. Conference faite à l'occasion du centenaire de la Société Royale d'agriculture et de botanique de Gand, publié pars les soins de cette Société. Gand 1908.

8) Ders., Remarques sur l'immunité chez les plantes. Bull. institut Pasteur, Tome VII, Paris 1909.

9) Ders, L'evolution dans la symbiose. Ann. sc. nat., IX. Serie, 9, Paris 1909.

10) Ders., Sur la fonction fungicide des bulbes d'Ophrydées. Ann. sc. nat., IX Serie, 14, Paris 1911.
11) Bönicke, L. A., Sur les mycorhizes endophytes des Orchidees, Pirolacees et Ophoglossaceaes. Trav. Soc. Nat. Univ. Imp. Charkow, Tome XLIII, pag. 1—32.
12) Bonnier, G. et L. de Sablon, L., Cours de botanique, Phanerogames. Paris 1905, pag. 704 et 1209.
13) Burgeff, H., Die Wurzelpilze der Orchideen, ihre Kultur und ihr Leben in der Pflanze. Jena 1909.
14) Ders., Die Anzucht tropischer Orchideen aus Samen. Jena 1911.
15) Chandler, J. E., On the Arrangement of the Vascular Strands in the „Seedlings“ of Certain Leptosporangiate Ferns. Annals of Botany, Vol. XIX, pag. 365—410. London 1905.
16) Capeder, E., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte einiger Orchideen. Flora 1898, Bd. LXXXV.
17) Cortesi, F., Sulle micorrize endofiche con particolare riguardo a quelle delle Orchidee. Nota preliminara. Att. Soc. ital. Progr. Sc., Vol. V, pag. 860—864. Roma 1912.
18) Fabre, J. H., Recherches sur les tubercules de l'Himanthoglossum hircinum. Ann. Sc. nat. 1855, Tome III.
19) Ders., De la germinations des Ophrydées et de la nature de leurs tubercules. Ann. Sc. nat., IX. Serie, 5, 1856.
20) Gallaud, J., Etudes sur les mycorhizes endotrophes. Revue gen. de botan. 1905, Tome XVII.
21) Goebel, Über Regeneration im Pflanzenreich. Biol. Zentralbl., Bd. XXII (1902).
22) Ders., Organographie der Pflanzen I. 1. Aufl., 1913.
23) Holm, F., Root structure of North American Orchideae. Amer. Journ. of Sc., Vol. XVIII, pag. 197—212.
24) Irmisch, Th., Zur Morphologie der monokotylen Knollen- und Zwiebelgewächse. Berlin 1850.
25) Ders., Beiträge zur Biologie und Morphologie der Orchideen. Leipzig 1853.
26) Laurent, Les facteurs de la structure chez les vegetaux. Rev. gen. de botan. 1907, Tome XIX.
27) Pfitzer, E., Entwurf einer natürlichen Anordnung der Orchideen. Heidelberg 1887.
28) Ders,, „Orchidaceae“, Kapitel in „den natürlichen Pflanzenfamilien“, T. II, 6. Abt., pag. 56. Ausg. von Engler u. Prantl. Leipzig .1899.
29) Ders., „Orchidaceae-Pleonandrae“ in „Pflanzenreich“ von Engler. Leipzig 1903.
30) Ders., On the phylogeny of Orchis. Report of the third international conference on Genetics. Edited by the Royal horticultural Society. London 1906.
31) Prillieux, E. et Rivière, A., Observation sur la germination et le developpement d'une Orchidée (Angraecum maculatum). Ann. Sc. nat. 1856.
32) Prillieux, E., Observation sur la germination de Miltonia spectabilis et de divers autres Orchidees. Ann. Sc. nat. 1860, Tome XIII.
33) Ders., Bulbes des Ophrydées. Ann. Sc. nat., V. Serie, 4, Paris 1865.
34) Ders., Mode de vegetation des Orchidées. Ann. Sc. nat., V. Serie, 7, Paris 1867.
35) Reißek, Die Endophyten der Pflanzenzelle. Wien 1846.
36) Leclerc du Sablon, Reserves hydrocarbonnees des bulbes et de tubercules. Rev. gen. de bot., Tome X, pag. 353, 385, 447.

1

2

3

4

5

6

Stojanow.

Verlag von

7

7a

17a

8

13

9

14

10

15

16

11

17

12

18

18a

scher in Jena.

1

2

3

4

5

6

7

8

9

10

Stojanow gez.

Verlag

11

12

13

14

15

16

17

18

19

20

21

22

23

24

cher in Jena

E. Laue Lith. Inst. Berlin.

37) Salusbery, R. A., On the germination of the seeds Orchideae. Transactions of the Linn. Society, Vol. VI, London 1804.
38) Schacht, V. H., Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Gewächse. VII. Über die Fortpflanzung der deutschen Orchideen. Monatsber. der Berliner Akad. der Wissensch. 1854, pag. 115—147.
39) Ders., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Wurzel. Ibidem, pag. 156.
40) Stahl, E., Der Sinn der Mycorhizenbildung. Jahrb. f. wissenschaftl. Botanik 1900, Bd. XXXIV.
41) Tansley and Lulham, A Study of Vascular System of the Matonia pectinata. Annals of Botany, Vol. XIX, London 1905.
42) Treub, Notes sur l'embryogenie de quelques Orchidees. Amsterdam 1879.
43) Van Tieghem et Douliot, Sur la polystelie. Ann. des sc. nat., VI. Serie, T. III, 1886, pag. 275—322.
44) Ders., Recherches comparatives sur l'origine des membres endogènes dans les plantes vasculaires. Ann. Sc. nat., VII. Serie, T. 8, 1888.
45) Ders., Recherches sur la symetrie de structure des plantes vasculaires. Ann. Sc. nat., V. Serie, Tome XIII, 1871, pag. 146—147.
46) White, J., On polystelie in roots of Orchidaceae. University of Toronto studies. Biological series 1907.

Erklärung der Tafeln.

Tafel I.

Fig. 1—6. Das Zusammenkommen zweier Stelen in einer Knolle von Gymnadenia albida.

Fig. 7—18. Querschnitte durch eine Knolle von Platanthera bifolia. 7a, 17a und 18a Teile der Fig. 7, 17 und 18, vergrößert.

Tafel II.

Fig. 1—7. Verschiedene Entwicklungsstadien von Orchis Morio. In 2—4 wurden die Objekte mittels Kalilauge durchsichtig gemacht.

Fig. 8—10. Verschiedene Entwicklungsstadien von Orchis pallens.

Fig. 11—18. Verschiedene Entwicklungsstadien von Orchis ustulata.

Fig. 19—22. Verschiedene Entwicklungsstadien von Orchis mascula.

Fig. 22 und 24. Zwei junge Pflanzen von Gymnadenia conopsea.

Rückgang der Panaschierung und ihr völliges Erlöschen als Folge verminderten Lichtgenusses; nach Beobachtungen und Versuchen mit Tradescantia Fluminensis Vell. var. albo striata.

Von **E. Heinricher.**

(Mit Tafel III—IV und 2 Figuren im Text.)

Die folgenden Mitteilungen haben ihren Ausgangspunkt in Wahrnehmungen, die an genannten Tradeskantien, am Blumentisch in meinem Arbeitszimmer, gemacht wurden. Der Standort dieses Tisches ist eigentlich nicht ganz zu rechtfertigen; zumal ein Botaniker sollte Pflanzen nicht an eine in bezug auf Lichtgenuß so ungünstige Stelle setzen[1]). Aber eine Zimmerecke hinter meinem Schreibtisch sollte ausgefüllt werden und so wurde zu einem Blumentischchen gegriffen, auf dem eine Palme und einige Töpfe mit panaschierten Tradeskantien untergebracht wurden. Das Zimmer hat drei Fenster (3,0 m hoch, 1,4 m breit), zwei an der Süd-, eines an der Westseite. Die Ecke mit dem Blumentischchen ist von dem näheren Südfenster 6 m, vom Westfenster 3 m entfernt. Nur von den Südfenstern aus kann direktes Licht die Pflanzen treffen. Die Palme kommt unter diesen Bedingungen fort, ohne merklich zu leiden, wenn auch das Wachstum ein äußerst langsames ist. Die panaschierten Tradeskantien verraten aber bald die Ungunst des Standortes. Die Wachstumsintensität läßt nach, die neu entstehenden Blätter bleiben in der Größe bedeutend zurück, die Panaschierung schwindet mehr und mehr und die jüngst gebildeten Blätter entbehren endlich derselben ganz.

Dies wurde zunächst an Stöcken beobachtet, die im Winter 1913 bis 1914 auf dem Blumentisch gestanden waren. Auf den ersten Blick machte die Sache den Eindruck einer zweckmäßigen Selbstregulation. Die Beschränkung auf die Erzeugung chlorophyllhaltigen Gewebes, das allein für die Ernährung der Pflanze von Bedeutung ist und die Vermeidung der Ausbildung chlorophyllfreien Gewebes, das unter den geschilderten Verhältnissen gewissermaßen als Kraftverschwendung erscheinen konnte, mochte zu einer solchen Deutung verlocken.

Tatsächlich ergibt aber eine nähere Überlegung, daß, wenn auch die Reaktion eine für die Erhaltung der Art gewiß günstige ist, so doch

1) Ein Versuch war ursprünglich nicht beabsichtigt.

Fig. 2

Fig. 1

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

J. B. Obernetter, München, reprod.

Fig. 3

Fig. 4

Verlag von **Gustav Fischer** in Jena.

J. B. Obernetter, München, reprod.

ihr Zustandekommen als zwangsweise eintretende Folge der Verhältnisse aufgefaßt werden muß.

Um die Verhältnisse und Erscheinungen besser überblicken zu können, wurden auf Grund der ersten Beobachtung einige weitere Versuche durchgeführt. Ehe Verlauf und Ergebnis dieser beschrieben werden, erscheint es aber zweckmäßig, einige anatomische Verhältnisse zu erwähnen, die den Bau der albikaten Partien im Blatte im Vergleich zu dem der grünen, oder dem rein grüner Blätter betreffen.

In den letzteren ist das chlorophyllführende Gewebe auf drei Zelllagen beschränkt, die das Mesophyll zwischen den Epidermen, die bekanntlich den Charakter von Wasserspeicherzellen zeigen, bilden. Die äußerste Zellage unter der oberen Epidermis hat die Form kurzer Palisaden, und stellt wohl die spezifisch assimilierenden Zellen vor. Die folgende erscheint an Querschnitten aus isodiametrisch rundlichen Zellen aufgebaut und ist stets am stärkereichsten. Die unterste besitzt etwas weniger Stärke, doch stets beträchtlich mehr als die Palisaden. Sie ist reicher an Interzellularen; an Querschnitten erscheinen die Zellen bald mehr minder isodiametrisch, bald parallel zur Blattfläche gestreckt. Flächenschnitte zeigen, daß dies kurz- aber mehrarmige Zellen mit großen Interzellularen sind, die Schwammparenchym darstellen, während die mittlere Zellage das Sammeln und Ableiten der Assimilate besorgt (vgl. das Bild eines Querschnittes in Fig. 1)[1]). Den gleichen Bau zeigen häufig die grünen Partien panaschierter Blätter.

Textfig. 1.

Auch an den albikaten Stellen solcher sind alle drei Zellagen des Mesophylls vorhanden, aber von einander kaum verschieden. Speziell die oberste, den Palisaden entsprechende Zellage, erscheint von der zweiten in nichts verschieden, während die dritte, wie im normalen Blatte, durch Reichtum und Größe der Interzellularen ausgezeichnet bleibt (vgl. Fig. 2)[2]). Die Blattquerschnitte haben an den albikaten Stellen

1) Die mikrophotographische Aufnahme ist von einem mit Javelle'scher Lauge behandelten, mit Hämatoxylin nach Corazzini gefärbten Schnitte gemacht worden. Die Stärke im grünen Gewebe war erhalten geblieben; von der oberen Epidermis sind nur die an die Palisadenschicht ansetzenden Wände erhalten.

2) Diese Aufnahme ist von einem Schnitte durch ein in Alkohol von 96 %

geringere Höhe gegenüber den grünen, was auf dem Mangel an Palisaden, überhaupt kleinzeiligeres Mesophyll, teilweise auch auf geringere Höhe der Epidermiszellen zurückzuführen ist. Zwischen den albikaten Partien und den normal grünen kommen aber Übergänge vor, insofern als stellenweise eine oder zwei Schichten des Mesophylls chlorophyllfrei sind, zwei oder eine aber noch Chlorophyll führen. Es schiebt sich dann eine breitere oder schmälere Schicht grüner Zellen zwischen chlorophyllfreie ein. Diese Partien stellen meist den Übergang zu rein albikaten dar. Die an diesen Übergangsorten vorhandenen grünen Zellen können bald der Palisadenschicht, bald der des Schwammparenchyms entsprechen. Die Folge dieser verschiedenen Mächtigkeit des chlorophyllführenden Gewebes in den grünen Teilen panaschierter Blätter ist es auch, daß die an solchen durchgeführte Jodprobe oft scheinbar nur geringe Stärkemengen nachweist, weil die nur eine Lage Chlorophyllzellen umfassenden Streifen in hellerer blauer Tönung erscheinen; tatsächlich ist aber der Stärkegehalt der grünen Zellen bei günstiger Beleuchtung der Pflanzen stets ein hoher. Das Mesophyll der albikaten Stellen enthält keine Stärke. Daß keine Assimilationsstärke in ihnen vorkommt, ist klar. Doch könnte aus zugeführtem Zucker entstandene Stärke in Leukoplasten vorhanden sein. Tatsächlich fand ich in diesem Mesophyll aber überhaupt keine Plastiden. Der in Textfig. 2 abgebildete Querschnitt (wie Fig. 1 eine mikrophotopraphische Aufnahme) entstammt in Alkohol eingelegtem Material. Der Schnitt wurde mit Hämatoxylin nach Corazzini gefärbt. Man sieht im Mesophyll nur Zellkerne, von Plastiden keine Spur. Trotzdem möchte ich ihr Fehlen bei der bekannten Labilität mancher Leukoplasten absolut nicht behaupten, zumal die exakteren Fixierungsmethoden nicht Anwendung fanden. Für die Ziele dieser kleinen Untersuchung erschien dies nicht geboten. Doch ist darauf hinzuweisen, daß die bekannten Leukoplasten in den Epidermiszellen der Tradeskantien, an dem gleichen Material auch an den albikaten Partien, erhalten blieben[1])

Textfig. 2.

gehärtetes Blatt gewonnen. Der Schnitt wurde mit Hämatoxylin nach Corazzini gefärbt, die Zellkerne, in den Epidermen auch Leukoplasten, sind sichtbar.

1) Daß die Leukoplasten in der Epidermis von Trandescantia albiflora (= T. Fluminensis), bei guter Beleuchtung der Pflanzen, Stärke führen, ist schon vo

Bezüglich des Vorkommens von Leukoplasten in den albikaten Geweben panaschierter Pflanzen herrschen ja nach den Angaben, die sich in der Literatur finden, weitgehende Verschiedenheiten. Bei den weißrandblätterigen Pelargonien sind nach Baur[1]) in den albikaten Partien farblose Chromatophoren vorhanden, die aus Zucker Stärke zu bilden vermögen. Vielfach geht aber nach Zimmermann[2]) den Chromatophoren bei einigermaßen starker Chlorose nicht nur das Vermögen zu assimilieren ab, sondern sie vermögen auch nicht aus zugeführtem Zucker Stärke zu bilden oder besitzen diese Fähigkeit in nur sehr beschränktem Maße. Und ähnliche Abstufungen scheinen bei den Chromatophoren panaschierter Pflanzen, bei denen nicht Eisenmangel Ursache der Albicatio ist, vorzuliegen, bis zu dem von Zimmermann erwähnten Extrem, daß in vielen Fällen eine gänzliche Zerstörung der Chromatophoren innerhalb der albikalen Teile stattfindet[3]).

Bemerkenswert ist, daß auch an den albikaten Teilen der Tradeskantien die Spaltöffnungen Chlorophyll führen. Bei den weißrandblätterigen Pelargonien haben die Schließzellen der Spaltöffnungen und zwar nicht nur am weißen Rande, sondern überhaupt farblose Chromatophoren[4]). Nach Baur sind diese Pelargonien Periklinalchimären; auch die grünen Blatteile sind von einem Mantel chlorophyllfreier Zellen umgeben, dessen Charakter auch die äußerste Zellage, aus der Epidermis und Spaltöffnungen hervorgehen, somit aufweist.

Nach diesen Vorbemerkungen mögen die durchgeführten Versuche geschildert werden.

Zimmermann nachgewiesen worden. Ich fand das auch für die Leukoplasten in den Epidermiszellen der albikaten Partien zutreffend. Es ist also die Darstellung mancher Lehrbücher (z. B. Frank, Lehrbuch der Botanik, Bd. I, pag. 43), daß den Leukoplasten in den Epidermiszellen allgemein das Vermögen abginge, aus zugeleiteten Assimilaten Stärke zu bilden, nicht zutreffend. Für das Fehlen von Plastiden im Mesophyll der weißen Blattpartien der Tradescantia spricht auch, daß das Betupfen solcher mit 1%iger Eisenchloridlösung zu keinem Ergrünen führt (vgl. Zimmermann, pag. 28 in der unter Fußnote 3 genannten Abhandtung).

1) Erwin Baur, Das Wesen und die Erblichkeitsverhältnisse der „Varietates albomarginatae Hort.“ von Pelargonium zonale (Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre 1909, Bd. I, pag. 334).

2) Albrecht Zimmermann, Über die Chromatophoren in chlorotischen Pflanzen (Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pflanzenzelle, Tübingen 1893, pag. 29).

3) Ebendort, Fußnote pag. 30.

4) Baur, a. a. O.

Erster Versuch.

Von den stark panaschierten Tradeskantien, die im Warmhause üppig gedeihen, wurden am 21. März 1914 zwei Töpfe mit Stecklingen beschickt, der eine Topf auf den früher erwähnten, bezüglich des Lichtgenusses schlecht situierten Blumentisch gestellt, der andere auf einen Ständer, der eine üppig gedeihende Phönix trägt. Hier sind die Lichtverhältnisse günstiger, direktes Licht kommt zu den Pflanzen vom Süden und Westen; das nächste Südfenster ist 2½ m, das Westfenster ¾ m vom Pflanzenständer entfernt.

Die erste Prüfung der Pflanzen erfolgte am 23. Juli und ergab folgenden Befund:

Topf am Blumentisch. Die vier Stecklingstriebe sind im ganzen wenig gewachsen, was bei den schlechten Lichtverhältnissen und ihrem stark panaschierten Laub erklärlich erscheint. Reaktionen in dem Sinne, daß die neuen Blätter kleiner wurden und die Panaschierung zurückging, sind aber fast an allen Trieben vorhanden.

Die Verhältnisse seien durch Vorführung des Stecklingstriebes Nr. I im Bilde erläutert (Fig. 1, Taf. III). Das Bild ist eine photographische Reproduktion eines an 24. Juli aufgenommenen Aquarells[1]). Zunächst sieht man die Einwirkung der ungünstigen Verhältnisse in der Verkleinerung der Blätter, an den letzten aber auch schon den vollkommenen Ausfall chlorophylloser Partien. Die Abgrenzung der unter guten Verhältnissen erwachsenen Blätter jener, die der Trieb besaß, als er als Steckling verwendet wurde, von den am ungünstigen Orte hinzugekommenen, tritt scharf hervor.

Der Steckling Nr. II zeigte eine sehr merkliche Verminderung der weißen Streifen an den letzten Blättern. Der Steckling Nr. III hatte am vorletzten Blatte nur zwei schmale weiße Streifen, das letzte, verzwergte Blatt war rein grün. Steckling Nr. IV blieb ohne Reaktion, da die Endknospe abgestorben war.

Topf am Palmenständer. Den besseren Lichtverhältnissen entsprechend, waren die Stecklinge hier bedeutend stärker gewachsen, hatten alle die doppelte Länge und mehr gegenüber dem Ausgang erreicht. Ein Rückgang der Panaschierung war indessen an den meisten vorhanden, die obersten Blätter zeigten nur mehr schmale, weiße Streifen. Der Rückgang in der Größe war geringer als bei den Stecklingen am Blumentisch.

---

1) Die Aufnahme bringt das Objekt etwas unter der natürlichen Größe.

Zweiter Versuch.

Das Ausgangsmaterial zu diesem wurde dem Topf am Palmenständer entnommen. Eingeleitet wurde er am 20. Oktober 1914 mit vier Stecklingen, von denen jeder gesondert in ein Töpfchen mit Sand gesetzt wurde. Die verwendeten Sproße I—IV wurden ferner von der wissenschaftlichen Hilfsarbeiterin am Institut gezeichnet und koloriert[1]). An allen Sprossen war, wie oben erwähnt, eine bedeutende Verkleinerung der Blätter (gegenüber jenen zu Beginn der Versuche, 21. März 1914) ersichtlich; die Panaschierung war aber, wenn auch merklich zurückgegangen, doch auch an den letzten Blättern der Sprosse I, III und IV noch vorhanden, während bei Sproß II die letzten Blätter keine weißen Streifen mehr aufwiesen.

Die Fragestellung bei diesem Versuche war die, wie weit und wie rasch die Blätter zur normalen Größe zurückkehren, wie weit die Panaschierung vorschreitet, wenn die Stecklinge wieder in die günstigsten Verhältnisse gebracht werden. Die vier Töpfchen kamen in die Abteilung des Warmhauses, die vorzüglich Farne und Bromeliaceen beherbergt. Wärme, feuchte Luft und gutes Licht standen den Stecklingen hier zur Verfügung.

Das Ergebnis war bald erzielt und bezüglich der Sprosse I, III und IV wesentlich übereinstimmend. Schon am 19. November, also nach Monatsfrist, konnte festgestellt werden, daß ein rascher Zuwachs erfolgte, die neu gebildeten Blätter ersichtlich Vergrößerung der Fläche und beträchtliche Zunahme der Panaschierung aufwiesen. Ich brauche auf die genauen Buchungen, die am 19. November gemacht wurden, nicht einzugehen. Am 31. Dezember wurden diese drei Stecklinge in natürlicher Größe photographisch aufgenommen und zwar so, daß die obersten Blätter, die zu Beginn des Versuches am 20. Oktober 1914 vorhanden waren, mit dem von da ab zugewachsenen Sproß auf die Platte kamen. Bei der weitgehenden Übereinstimmung, die die Sprosse I, III und IV zeigten, wird es genügen, wenn ich das Bild des einen (IV) in Fig. 2, Taf. III vorführe.

Wir sehen am Bilde, mit Marke bezeichnet, links das vorletzte Blatt; darüber rechts das letzte, das zu Beginn des Versuches vorhanden, aber noch nicht völlig ausgewachsen war. Bis 19. November (auch eine an diesem Tage gemachte photographische Aufnahme liegt vor) waren die zwei folgenden Blätter fertig ausgebildet, das dritte erst zu schwach

---

1) Fräulein Paula Würtele hat mich auch sonst bei dieser kleinen Untersuchung bestens unterstützt.

halber Größe. Man sieht schon am erst hinzugekommenen Blatte die merkliche Zunahme der Größe; mit dem zweiten ist schon eine den Bedingungen entsprechende Normalgröße erreicht, die dann ungefähr herrschend bleibt. Eine Vermehrung der Panaschierung tritt deutlich hervor. An dem mit Marke versehenen Blatte ist das chlorophyllfreie Gewebe nur durch einen schmalen Streifen in der Mitte, und sehr feine Streifen, die erst im durchfallenden Lichte recht deutlich wurden und wie Nerven erscheinen, vertreten. Schon das folgende, zu Beginn des Versuchs nicht völlig ausgewachsene Blatt, zeigt eine merkbare Verstärkung der Streifen und die zunehmende Verbreiterung derselben an den später entstandenen ist deutlich zu verfolgen. Allerdings ist der Verlauf der Erscheinung nicht so, daß die weißen Areale von Blatt zu Blatt regelmäßig gesteigert werden. Wir sehen an den neu zugewachsenen Blättern, daß auf das dritte, mit starker Panaschierung, das vierte mit merklich geringerer, und auf dieses wieder das fünfte mit besonders starker folgt. Ganz ist das Verhalten eben nicht nur von den äußeren, dem Bestand der Panaschierung günstigen Verhältnissen abhängig. Es hängt teilweise auch ab von der Zahl der in der embryonalen Anlage des Blattes vorhandenen chlorophyllfreien Zellen, solange solche überhaupt in den Anlagen und den sie erzeugenden Vegetationspunkten noch erhalten sind. Auf solche Weise ist auch das breite weiße Band zu erklären, das unter dem untersten Blatte in Fig. 2 sichtbar ist. Dieses Blatt ist noch in der Periode, in welcher die Pflanze den minder günstigen Verhältnissen am Palmenständer ausgesetzt war, entwickelt worden. Dies kommt in der Blattgröße deutlich zur Ausprägung. Das auffällig breite Band in der unteren Blatthälfte ist aber auf einen ungewöhnlich starken Anteil chlorophyllfreier Zellen bei der embryonalen Anlage des Blattes zurückzuführen.

Abweichend von dem Verhalten der Stecklinge I, III und IV war das Verhalten des Stecklinges II. Dieser war schon zur Zeit der Einleitung des Versuches von den übrigen dadurch verschieden, daß seine Blätter nur wenige chlorophyllfreie Stellen aufwiesen, solche den obersten nahezu ganz fehlten. Die bis Ende des Versuches neu gebildeten Blätter dieses Stecklings entbehrten der Streifung völlig; ihre Größe nahm in gleicher Weise zu, wie bei den Stecklingen I, III und IV, die Panaschierung war aber völlig geschwunden. Schon am 18. November waren neun Blätter zugewachsen, denn, wie die anderen Stecklinge, hatte auch dieser unter den günstigen Bedingungen nicht nur den Haupttrieb weiter gebildet, sondern auch Seitensprosse entwickelt. Der ein

ieitensproß entsprang noch der Achsel eines mit drei weißen Streifen ersehenen Blattes, seine Blätter aber waren rein grün.

In eine Erörterung der Ergebnisse will ich erst nach Besprechung es letzten, dritten Versuches eintreten.

Dritter Versuch.

Zu diesem wurden vier Stecklinge benutzt, die einem Topfe mit tark panaschierten Tradeskantien entnommen wurden. Der Topf kam m 23. Juli 1914 aus dem Gewächshaus und dann auf den Blumentisch die lichtarme Ecke. Hier hatten sich die schon geschilderten Erheinungen: Rückgang der Blattgröße, starkes Zurücktreten der Panahierung, auch völliger Schwund derselben eingestellt. Der Versuch urde am 4. Januar 1915 eingeleitet. Jeder der Stecklinge kam in ein esonderes Töpfchen, sein Aussehen, Maße der vorhandenen Blätter urden gebucht, der eine (IV) auch photographiert; die Töpfe wurden ann in das Warmhaus, in die Abteilung mit Farnen und Bromeliaceen, ebracht.

Vorerst möge eine kurze Charakteristik über die Verhältnisse der erwendeten Stecklinge, zu Beginn des Versuches, gegeben werden.

Steckling Nr. I. 10 Blätter sind vorhanden, die drei untersten oß, stark panaschiert — noch unter guten Lichtverhältnissen, die eben übrigen am Blumentisch in der lichtarmen Ecke entstanden, tztere zeigen abnehmende Größe und Zurücktreten des weißen Gewebes. ie zwei vorletzten Blätter haben noch je zwei feine, weiße Streifen, is letzte Blatt ist ganz grün. Die obersten Internodien etwas überrlängert (Etiolement infolge relativ großer Wärme, starker Bodenopf)-Feuchtigkeit und schlechten Lichtes).

Für diesen Sproß gebe ich auch die Maße der Blätter (Länge : eite),, von unten nach oben folgend, als Beispiel an: 1. 3,7 : 1,4 cm, 4,1 : 1,9, 3. 4,45 : 1,8, 4. 2,9 : 0,9, 5. 1,95 : 0,6, 6. 1,5 : 0,6, 7. 1,8 : 0,65, 2,25 : 0,75, 9. 2,3 : 0,9, 10. 1,25 : 0,55.

Man sieht, daß auf das Einstellen des Topfes in die lichtarme Ecke ich ein Sinken der Blattgröße (4.) eintritt, das sich dann steigert , 6.); bei dem 7. Blatte tritt wieder ein geringes Größerwerden der ätter ein. Diese Zunahme der Blattgröße steht offenbar in Zusammenng mit der das Wachstum befördernden Wärme, die, nach Eintritt r Beheizung im Institute, erhöht war.

Die Angaben über die folgenden Stecklinge will ich beschränken.

Steckling Nr. II. Er besaß neun Blätter; die ersten beiden waren ß und noch unter den günstigen Verhältnissen gebildet; das eine wenig,

das andere sehr stark panaschiert. Der Abfall in der Größe bei den weiteren Blättern war bedeutend, so auch das Zurücktreten des chlorophyllfreien Gewebes. In kleinstem Ausmaße war solches jedoch noch an den letzten Blättern vorhanden.

Steckling Nr. III. Von den neun Blättern waren vier groß und noch unter den günstigen Verhältnissen des Warmhauses erstanden, die ersten drei stark panaschiert, das vierte mäßig; die weiteren fünf Blätter zeigten starkes Sinken der Größe, Panaschierung war noch am fünften vorhanden, an den letzten vier fehlte sie. Angabe über die Größenverhältnisse der Blätter: 1. 3,5 : 1,6, 2. 2,8 : 0,9, 7. 1,7 : 0,7,

Steckling Nr. IV. Von diesem wurde zur Zeit des Versuchsbeginnes (7. Januar 1915) eine photographische Aufnahme gemacht, die in Fig. 3, Taf. IV vorliegt. Man sieht die starke Panaschierung der drei untersten Blätter und ihre bedeutende Größe. Sie waren im Warmhaus entstanden, die übrigen sieben unter den ungünstigen Verhältnissen am Blumentisch. An ihnen tritt die im allgemeinen sinkende Blattgröße hervor (ein geringes Anwachsen wieder bei Blatt *e* und *f*, aus den gleichen Ursachen, die bei Steckling Nr. I erwähnt wurden), und ebenso der Rückgang der Panaschierung. Die weißen Streifen an den Blättern werden immer schmäler, sinken bei *e* und *f* zu zarten, weißen Linien und fehlen am obersten Blatte *g* gänzlich.

Die Ergebnisse mit diesen vier Stecklingen waren einheitlich und können gemeinsam besprochen werden, gestützt auf die Befunde, die sie zeigten, nachdem sie vom 8. Januar 1915 bis 8. März 1915 im Warmhaus gestanden waren. Ein bemerkenswertes Wachstum hatte jeweils nur das zu Versuchsbeginn oberste Blatt erfahren.

Die Größe der neuen Blätter nahm, sich von einem zum anderen steigernd, zu. Alle entbehrten vollständig der Panaschierung, das gilt sowohl für die an der Hauptachse, als auch für die an Seitenachsen entstandenen. (Mit Ausnahme von Steckling III hatten alle auch zwei Seitensprosse entwickelt.)

Der Erfolg dieses Kulturversuches war also von dem des zweiten (wenn wir von diesem den Steckling Nr. II ausnehmen) wesentlich verschieden. Beim zweiten trat nach Übertragung der Versuchsstecklinge in die günstigen Verhältnisse des Warmhauses wieder eine beträchtliche Förderung der Panaschierung ein. Beim dritten blieb sie völlig aus, war die Panaschierung gänzlich ausgetilgt, waren die neuen Zuwüchse gewissermaßen nur Rückschläge zur gewöhnlichen grünen Tradescantia Fluminensis.

Die Ergebnisse des dritten Versuches finden ihre bildliche Darstellung in der photographischen Wiedergabe des Stecklings Nr. IV vom 8. März 1915 (Fig. 4, Taf. IV), die den Vergleich mit der Aufnahme zu Beginn des Versuches vom 7. Januar 1915 gestattet. In den Bildern sind die einander entsprechenden Blätter mit gleichen Buchstaben bezeichnet. Man sieht die vom 1. Januar bis 8. März neu zugewachsenen Blätter, auch die von den ausgewachsenen Seitensprossen gebildeten. Letztere entsprangen den Blättern *e* und *f* des Stecklings, die noch zarte Streifen chlorophyllfreien Gewebes besaßen.

Wir treten in eine Erörterung der Versuche ein; die Erklärung der Ergebnisse scheint keine Schwierigkeiten zu bieten. Schon Sachs[1]) hat bei Darlegung der „Jodprobe" nachgewiesen, daß die chlorotischen Stellen in panaschierten Blättern keine Stärke nachweisen lassen, daß die Plastiden in den Zellen der weißen Gewebepartien das Vermögen Stärke zu bilden, nicht besitzen[2]). Die farblosen Gewebsanteile weißgrüner Blätter zehren gewissermaßen von den Assimilaten, welche die grünen Gewebe schaffen; sie bedürfen ihrer zum Aufbau in gleicher Weise wie die Organe eines chlorophyllfreien Schmarotzers oder einer chlorophyllfreien Humuspflanze, einerseits die Assimilationsprodukte des Wirtes, andererseits die vorgebildeten, plastischen Stoffe des Humus zu ihrer Existenz. Die Ausbildung panaschierten Laubes erscheint daher von vornherein als ein Luxus, als eine Kraftverschwendung, welche sich die Pflanze nur unter günstigen Lebensverhältnissen, wo sie gewissermaßen einen Überschuß an Baustoff von Assimilaten erzeugt, leisten kann.

Da die assimilatorische Arbeit des Chlorophylls an das Licht gebunden ist, seine Leistung im allgemeinen der Intensität des Lichtes parallel geht, also bei schwacher Belichtung gering wird, erscheint es verständlich, daß die Pflanze in solchem Falle den Luxus beschränkt und von ihm schließlich gänzlich absieht. Es erscheint also vollständig naturgemäß, daß unsere stark panaschierten Tradeskantien in der geringen Beleuchtung, am Blumentisch in der Fensterecke, die Panaschierung rückgebildet haben und endlich völlig aufließen.

Die embryonale Anlage des Blattes erhält bei panaschierten Pflanzen

1) Ges. Abhandlungen über Pflanzenphysiologie, Bd. I, pag. 359 (Ein Beitrag zur Ernährungstätigkeit der Blätter).

2) Gemeint ist natürlich Assimilationsstärke. Daß diese Plastiden da und dort aus zugeführtem Zucker noch Stärke erzeugen können, wurde erst später erkannt. Vgl. die Ausführung pag. 4.

einen größeren oder geringeren Anteil chlorophyllfreier Zellen[1]). Sind die Verhältnisse günstig, so erhalten diese von dem Überschuß der Assimilate der grünen Anteile so viel, daß auch sie sich vermehren können und parallel mit den grünen Anteilen der Blattanlage wachsen. Versetzt man die Pflanze bezüglich der Beleuchtung in ungünstigere Verhältnisse, so hört die Erzeugung eines Überschusses in den grünen Geweben auf, oder wird stark vermindert. Zunächst können vielleicht noch im Sproß aufgestapelte Speicherungen herangezogen werden. Die weißen Partien werden zwar schon eingeengt, aber doch noch leidlich ernährt, so daß einigermaßen eine Vermehrung stattfindet. So lagen die Verhältnisse wohl für das Blatt *a* in Fig. 3, Taf. IV das erste Blatt, das bei seiner Entwicklung schon unter ungünstiger Beleuchtung stand. Weiterhin wird die Vermehrung des chlorophyllfreien Gewebes immer mehr eingeengt. Seine Zellen vermehren sich spärlich, in der Längsrichtung bleiben die Teilungen länger erhalten als in der Querrichtung; die weißen Streifen in den Blättern werden enger und enger. Zugleich wird infolge der mangelnden Ernährung des weißen Gewebes auch der Anteil, den die chlorophyllfreien Zellen in den Vegetationspunkten haben, ständig vermindert und ebenso in den embryonalen Anlagen der Blätter. Schließlich führt das zur völligen Ausmerzung der assimilationsunfähigen Zellen.

Von diesen Gesichtspunkten aus sind auch die Ergebnisse vollständig klar, welche die Stecklingskulturen mit längerer Zeit in schlechter Beleuchtung gewachsenen Pflanzen, bei Wiedereintreten günstiger Licht- und Wachstumsverhältnisse ergaben. Auch das anscheinend widersprechende Ergebnis der Kulturen II und III ist verständlich.

In der Kultur II war in den Stecklingen Nr. I, III und IV das chlorophyllfreie Gewebe aus den Vegetationspunkten noch nicht völlig ausgeschaltet. Unter den günstigen Bedingungen, die mit dem Übertragen der Stecklinge in das Warmhaus eintraten, fielen auch für dieses Gewebe wieder vermehrt Baustoffe ab. Die Panaschierung nahm allmählich zu und erreichte abermals, sozusagen, den normalen Grad, den die panaschierte Form der Tradescantia Fluminensis unter den günstigen Bedingungen der Warmhauskultur zeigt.

---

2) Die Verhältnisse in den Vegetationspunkten sind offenbar ähnlich, wie bei den „Varietates albomarginatae Hort." von Pelargonium zonale, besonders in jenem, die Sektorialchimären angehören. Es sei auf die so klaren und übersichtlichen Ausführungen E. Baur's in seiner Abhandlung: „Das Wesen und die Erblichkeitsverhältnisse der „Varietates albomarginatae Hort." von Pelargonium zonale" (Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre 1909, Bd. I, H. 4) verwiesen.

In der Versuchsreihe III war hingegen in der Hungerperiode, welche die Pflanzen durchmachen mußten, das chlorophyllfreie Gewebe der Vegetationspunkte völlig ausgemerzt worden. Die Stecklinge konnten auch unter den günstigen Verhältnissen des Warmhauses nicht mehr zur Panaschierung zurückkehren; die Blätter vergrößerten sich wohl wieder, aber ihr Mesophyll war jetzt nur aus grünen, chlorophyllhaltigen Zellen aufgebaut. Das gleiche spielte sich bei dem Stecklinge Nr. II der zweiten Kultur ab.

So erschienen die gemachten Beobachtungen und die bei den Versuchen erzielten Ergebnisse als Prozesse, die sich mit Notwendigkeit abspielen, die aber gleichzeitig für die Pflanze ökonomisch vorteilhaft und für die Erhaltung der Art günstig sind.

Wie weit andere Pflanzen mit panaschiertem Laube durch Verminderung der Lichtintensität zur Rückbildung oder Ausmerzung der chlorophyllfreien Gewebsanteile gebracht werden können, müssen erst erweiterte Versuche zeigen. Von größerem Interesse wäre zunächst eine Untersuchung der „weißrandblätterigen" Pelargonien, die nach Baur „Periklinalchimären" sind. Lassen sich auch bei diesen die peripheren, mantelartig den Vegetationspunkt deckenden, albikaten Gewebe zum Schwinden bringen und treten grüne Zellen als Bildner der Epidermis und der darunter liegenden Schichten an ihre Stelle? Handelt es sich auch hier um eine Ausmerzung der weißen Hüllschichten durch Überwucherung der grünen, oder können allenfalls die Leukoplasten besitzenden weißen Anteile zur Ausbildung von Chloroplasten veranlaßt werden? Letzterer Fall erscheint wohl sehr unwahrscheinlich und ist bei den Tradeskantien gewiß ausgeschlossen. Daß aber derartiges, wenn schon durch andere Außenbedingungen hervorgerufen, auch eintreten kann, zeigt das Nachstehende.

Über einen Fall, wo die Panaschierung des Laubes durch Erhöhung der Temperatur zum Schwinden gebracht wird, berichtete in jüngster Zeit Figdor, wie ich dem Anzeiger[1]) der Kaiserl. Akad. der Wissensch. in Wien entnehme. Die Mitteilung betrifft die Panaschüre der Funkia undulata var. vittata, einer Kulturform der F. lancifolia Spreng. und berichtet: „Es wurde der experimentelle Nachweis erbracht, daß die Temperatur die Erscheinung der Panaschüre beeinflußt. Dieselbe

1) Jahrg. 1914, Nr. XXVI. Sitzung der mathemat.-naturwiss. Klasse vom 10. November 1914. Die Abhandlung, die zur Vorlage kam, hat den Titel „Über die panaschierten und dimorphen Laubblätter einer Kulturform der Funkia lancifolia Spreng." Sie scheint zurzeit (22. Mai 1915) noch nicht gedruckt vorzuliegen.

tritt in auffälligster Weise bei verhältnismäßig niedriger Temperatur (9—13⁰ C) zutage, während höhere Temperaturen (20—25⁰ C), die anfänglich gelblichweißen Streifen der Blätter nach Verlauf kurzer Zeit gelblichgrün und schließlich ganz grün ausfärben."

Es ist nicht ausgeschlossen, daß auch bei der panaschierten Tradescantia die Temperatur auf den Rückgang und die Ausmerzung der albikaten Gewebe Einfluß hat. Wenn aber, so nicht eine erhöhte, wie in dem von Figdor beobachteten Falle, sondern eine relativ niedrige. Die vorausgehend mitgeteilten Beobachtungen und Versuche gaben nicht Anlaß zu einer solchen Annahme. Diese wurde vielmehr durch eine Beobachtung geweckt, die ich an einem üppigen Stock der panaschierten Tradescantia in meiner Privatwohnung machte. Dieser stand über Winter im Erker eines Zimmers, das nur ausnahmsweise geheizt wurde, für gewöhnlich Wärme nur aus dem beheizten Nachbarraum erhielt. Der Erker, mit einem großen Frontfenster nach Norden und je einem schmalen nach Westen und Osten, bot der Pflanze, die unmittelbar an dem Nordfenster auf einem Ständer stand, nicht ungünstige Beleuchtung; die Temperatur in demselben mochte aber selten über 10⁰ C betragen haben. Die panaschierten Tradeskantien haben aber an ihren letzten Zuwüchsen nahezu ausschließlich rein grüne Blätter. (Ihre Zahl schwankt von drei bis sechs, beobachtet am 8. April 1915.) Es ist möglich, daß die relativ tiefe Temperatur des Standortes einen Einfluß auf diesen Rückschlag hatte. Erwiesen müßte dies erst durch eigens angestellte Versuche werden. Trotz des scheinbar guten Lichtes ist es mir doch wahrscheinlicher, daß dieses nicht die genügende Intensität besaß, zumal Sonnenschein fehlte und der Himmel ab Beginn Januar meist bedeckt war[1]). Pflanzen reagieren ja auf außerordentlich feine Lichtdifferenzen. Erst kürzlich habe ich dafür wieder einen verblüffenden Beleg gefunden, der die Keimung der Mistel betrifft. Ein auffallend geringer Lichtentzug, den bisher sicher niemand so eingeschätzt hätte, genügt schon, um die Keimung ihrer Samen außerordentlich zu verzögern, oder ganz zu hemmen. Ich werde darauf bei Mitteilung einer anderen Studie eingehend zurückkommen.

1) Überdies ist ja von den Untersuchungen Detlefsen's (Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg 1884, Bd. III, pag. 88) her bekannt, daß schon eine scheinbar gut situierte Pflanze, am Fenster stehend, nur von der Hälfte der Himmelskugel, also nur halb soviel diffuses Licht erhält als an einem freien Standorte. Mit der Entfernung vom Fenster fällt die Beleuchtung aber außerordentlich rasch. Nach der Berechnung des Genannten ist für ein Fenster von 2 m Höhe, 1,5 m Breite der Pflanze, die 0,5 m vom Fenster entfernt ist, bereits nur 0,3 jener Lichtmenge geboten, die ein völlig freier Standort gewährt.

Übrigens sind die Rückbildungen und das Verschwinden der Panaschüre bei Tradescantia Fluminensis var. albo striata und bei Funkia undulata var. vittata durchaus nicht in Parallele zu setzen, sondern grundverschieden. Bei ersterer handelt es sich um eine ständige Verminderung und schließlich völlige Ausmerzung der albikaten Zellelemente; sie werden unterdrückt, keineswegs aber etwa umgewandelt in ergrünende. Bei Funkia ist aber das Verschwinden der Panaschüre auf Grünwerden der früher gelblichweißen Gewebe beruhend; die erhöhte Temperatur führt hier zum Ergrünen der früher offenbar — sehr chlorophyllarmen oder grüner Pigmente ganz entbehrenden Chromatophoren[1]), ein Ausmerzen von Gewebselementen findet dabei nicht statt.

Noch wäre zu bemerken, daß die Notwendigkeit guter Beleuchtung zur Erhaltung der Panaschierung bei Tradescantia den Gärtnern bekannt zu sein scheint. Ein Handelsgärtner, mit dem ich sprach, sagte, daß bei schlechtem Lichte alle „zurückschlagen". Dasselbe soll nach diesem Gewährsmann auch bei den weißrandblätterigen Pelargonien der Fall sein. Von anderer Seite sollen mit diesen in unserem Institute Versuche aufgenommen werden[2]).

Zusammenfassung.

Die panaschierte Form der Tradescantia Fluminensis geht bei geminderter Beleuchtung zur Bildung rein grüner Blätter über. Der Vorgang vollzieht sich allmählich und zwar sinkt auf solchem Standorte sowohl die Blattgröße ständig, als auch die Breite der weißen Streifen. Diese werden immer schwächer und verschwinden endlich ganz.

1) Ein völliger Mangel der Pigmente in den Plastiden der albikaten Anteile des Funkiablattes scheint nicht vorhanden zu sein, wofür die „gelblichweiße" Färbung dieser Anteile spricht. Man vergleiche, was Baur über die Verschiedenartigkeit der Albicatio l. c. 330 mitteilt. Bei Funkia undulata var. vittata sind vermutlich Chromatophoren vorhanden, die nur die gelben Farbstoffe, oder die gelben unvermindert, die grünen aber nur in Spuren enthalten. Die Temperatursteigerung führt zur Bildung oder Vermehrung der letzteren.

2) Diese Versuche wurden von Prof. Ad. Wagner inzwischen durchgeführt, ergaben aber, daß die verwendete Weißrand-Pelargonien-Sorte keineswegs in so einfacher und zweckmäßiger Weise auf geminderten Lichtgenuß reagiert, wie die panaschierte Tradeskantie. Die Pflanzen erwiesen sich zwar als im höchsten Maße lichtbedürftig, antworten auf geringen Lichtentzug durch für die Dikotylen typische Etiolementerscheinungen, überaus starke Verlängerung der Blattstiele und größte Verminderung der Blattspreiten. Aber so klein diese schließlich auch werden, den weißen Blattrand halten sie fest.

Diese Reaktion erscheint als eine notwendige und zugleich für die Erhaltung der Art günstige Folge des den albikaten Teilen fehlenden Vermögens CO_2 zu assimilieren. Die chlorophyllfreien Zellen leben gewissermaßen parasitisch von dem Überschuß an Assimilaten, welchen die grünen Gewebe bei guten Lebensbedingungen erarbeiten. Unter schlechten fällt für die albikaten Zellen wenig und schließlich nichts mehr ab, ihre Vermehrung wird vermindert und endlich ganz unterbunden. Früher oder später hat sich ihre völlige Ausmerzung aus den embryonalen Blattanlagen und den Vegetationspunkten der Sprosse vollzogen.

Bringt man Stecklinge von Pflanzen, die durch längere Zeit ungünstiger Beleuchtung ausgesetzt waren, in gute Licht- und Wachstumsverhältnisse (Warmhaus), so kann ihr dort erfolgender Zuwachs verschieden ausfallen. In jedem Falle steigt die Blattgröße wieder zu einem Normalmaß an, die Panaschierung aber kann: 1. ebenfalls sich wieder steigern und zur Stärke der normalen weißgestreiften Form von Tradescantia zurückkehren, oder 2. vollständig abhandenkommen.

Im ersteren Falle war während des Aufenthaltes am lichtarmen Standorte, in den Vegetationspunkten, nur eine starke Beschränkung der chlorophyllfreien Zellen, im zweiten bereits ihre vollständige Ausmerzung vor sich gegangen.

Innsbruck, Botanisches Institut der Universität, im Mai 1915.

Kernverschmelzungen in der Sproßspitze von Asparagus officinalis.

Von **P. N. Schürhoff.**

(Mit Tafel V.)

Das Vorkommen von Kernverschmelzungen in den vegetativen Zellen der höheren Pflanzen ist bereits in einer größeren Anzahl von Fällen festgestellt worden. Es sei nur erinnert an die Tapetenzellen der Antherenwandungen und an die von Němec[1]), Stomps[2]) und anderen beschriebenen Kernverschmelzungen in Wurzelspitzen. Im Endosperm wurden schon im Jahre 1880 Kernverschmelzungen bei Corydalis von Strasburger[3]) beschrieben und endlich sind die meisten der bisher als Amitosen angegebenen Fälle hierher zu rechen, z. B. die von v. Wasielewski[4]) durch Chloralisierung erzeugten Kernbilder und die Riesenkerne der Heterodera-Gallen, die von Tischler[5]) als Amitosen angesprochen wurden.

Betrachten wir im Gegensatz zu den vegetativen Kernverschmelzungen die Verhältnisse der bei der Befruchtung vorkommenden Kerne, so zeigen uns diese haploide, diploide und triploide Chromosomenzahlen; sofern Fremdbestäubung eintritt, wird das Verschmelzungsprodukt die Summe der Eigenschaften der Eltern zeigen unter Beachtung allerdings der dominierenden bzw. rezessiven Merkmale; es wird also ein mit einer neuen Mischung von Erbeinheiten versehener Kern gebildet. Anders verhält es sich bei Kernverschmelzungen von Kernen desselben Individiuums. Hier findet keine Umstimmung der Erbmasse statt, sondern nur eine gleichartige Vermehrung derselben. Es handelt sich wohl stets um einen korrelativen Vorgang um Kernmasse zur Zellgröße in ein bestimmtes Verhältnis zu bringen. Daß auch auf anderem Wege eine Vermehrung der Substanz zustande kommen kann, wurde bei den haploiden Kernen im Embryosack von Lilium Martagon festgestellt. Dort erfahren

1) Němec, Das Problem der Befruchtungsvorgänge. Berlin 1910.

2) Stomps, Kerndeeling en Synapsis bij Spinacia oleracea L. Amsterdam 1910.

3) Strasburger, Zellbildung und Zellteilung. Jena 1880.

4) v. Wasielewski, Theoretische und experimentelle Beiträge zur Kenntnis der Amitose. Leipzig 1902.

5) Tischler, Über Heterodera-Gallen an den Wurzeln von Circaea lutetiana L. (Ber. d. D. bot. Ges. 1901, Bd. XIX).

die Chromosomen der Antipodenregion bei einem der Teilungsschritte eine doppelte Längsspaltung, so daß auf diese Weise im Embryosack zum Teil diploide Kerne vorhanden sind[1]).

Eine Vorbedingung für das Zustandekommen von Kernverschmelzungen ist das Vorhandensein von mehrkernigen Zellen; diese entstehen durch Auflösung des Phragmoplasten in der Telophase, was wir am besten bei den Teilungen im Embryosack beobachten können. Außerdem können auch durch nachträgliche Auflösung der Zellmembranen die Zellen mehrkernig werden.

Die durch Verschmelzung entstandenen Kerne sind bereits an ihrer Größe kenntlich, ebenso sind auch die Zellen wesentlich größer als diejenigen mit einem normalen Kern.

Diese Kernverschmelzungen sind von besonderer biologischer Bedeutung, insofern, als sie im Stande sind, uns eine Brücke zu geben zu den besonderen zytologischen Verhältnissen, wie sie beim Befruchtungsvorgang sich abspielen. Wir können feststellen, daß das Ausbleiben der Scheidewandbildung in der Telophase ein unter normalen Bedingungen auch im vegetativen Gewebe zu beobachtender Vorgang ist und daß Kernverschmelzungen sehr leicht zustande kommen, ja daß das Vorkommen von mehreren Kernen in einer Zelle fast stets eine Verschmelzung der Kerne nach sich zieht.

Wenn einerseits im vegetativen Gewebe zwei oder mehrere diploide Kerne desselben Individuums miteinander sich vereinigen, so finden wir in der „Befruchtung" des diploiden Endospermkernes den Übergang zur Vereinigung der haploiden Gameten. Beim Endospermkern verschmilzt bekanntlich ein haploider Kern mit dem diploiden Kern eines anderen Individuums. Es würde infolgedessen auch mit der Möglichkeit, daß diploide Kerne verschiedener Individuen verschmelzen können, ohne weiteres zu rechnen sein und, wie es Bastardendosperme gibt, könnten auf vegetativem Wege derartige Bastardierungen vorkommen; leider haben die sogenannten Pfropfbastarde keine Mischung ihrer Kerne vorgenommen, so daß wir eine derartige vegetative Bastardierung noch nicht kennen. Doch zeigt die Entstehung von Oenothera gigas[2]), daß aus einer diploiden Pflanze durch Mutation eine didiploide entstehen kann und auch durch Bastardierung wurde z. B. bei einem fertilen Exemplar

---

1) Strasburger, Chromosomenzahlen, Plasmastrukturen, Vererbungsträger und Reduktionsteilung (Jahrb. f. wiss. Bot. 1908).

2) Gates, R. R., Pollenformation in Oenothera gigas (Annals of Bot. 1911) sowie Davis, B. M., Cytological studies on Oenothera (Annals of Bot. 1911).

von Primula Kewensis[1]) eine Verdoppelung der Chromosomenzahl erzielt, obwohl die Eltern und sterile Exemplare die normale Anzahl besaßen.

Andererseits zeigt das häufige Vorkommen von Apogamie bzw. nach Winkler somatischer Parthenogenesis, daß die Reduktionsteilung der Embryosackmutterzelle unterbleiben kann, so daß hier die Verhältnisse gegeben sind wie beim diploiden sekundären Embryosackkern und allerlei Vorbedingungen für die Entstehung neuer Arten gegeben sind.

So besitzen also die vegetativen Kernverschmelzungen eine große Wichtigkeit, da sie uns das Wesen der Befruchtung besser verstehen lehren und die Möglichkeit neuer Artbildungen vor Augen führen.

Ein besonders gutes Beispiel für vegetative Kernverschmelzungen konnte ich nun in den Sproßspitzen von Asparagus officinalis feststellen und zwar finden sich diese Kernverschmelzungen in den „Spargelköpfchen".

Ich benutzte als Material die oberen Teile der frisch gestochenen (marktfähigen) Spargel, fixierte sie in Chromessigsäure und färbte mit Safranin-Wasserblau.

Die Kernverschmelzungen von Asparagus führen zu außerordentlich großen Riesenkernen, wie uns z. B. Fig. 8 zeigt, in der zum Vergleich auch die normalen Nachbarzellen mit ihren Kernen gezeichnet sind. Die Größe der Riesenkerne nimmt mit der Entfernung vom Vegetationspunkte zu und die Kernbilder zeigen auch noch Verschmelzungen, wenn die einzelnen Kerne bereits eine außerordentliche Größe angenommen haben. Hieraus ergibt sich auch mit Bestimmtheit, daß diese Bilder keine Amitosen darstellen, denn in diesem Falle dürften gerade die älteren Kerne, die vom Vegetationspunkte weiter entfernt sind, keine derartig außergewöhnliche Größe haben, da die Kernmasse durch die voraufgegangenen Amitosen bereits reduziert sein müßte, auch wenn zuerst eine wesentliche Vergrößerung des Kernvolumens durch einfachen Riesenwuchs vorausgegangen wäre.

Bei älteren Zellen ließ sich feststellen, daß diese durch Auflösung der Zellwand mehrkernfg werden; ob dasselbe bei jüngeren Stadien auch stets der Fall war, ließ sich bisher nicht mit Sicherheit entscheiden.

Die Kernverschmelzungen befinden sich nur in bestimmten Teilen des Gewebes und zwar stets in der Peripherie der jungen Gefäßbündel-

---

1) Digby, L., The cytology of Primula Kewensls and of other related Primula Hybrids (Ann. of Bot. 1912).

anlagen. Nachdem sie ihre Maximalgröße erreicht haben, beginnen die Kerne zu degenerieren und zwar findet man diese Stadien in etwa 1 cm Entfernung von der Sproßspitze.

Die Gefäßbündelanlagen heben sich in der Färbung von den umgebenden Zellen durch die Menge ihres Protoplasmas ab und auch durch das Fehlen von Interzellularräumen, sowie die prosenchymatische Natur ihrer Zellen. Diese dichten Stränge sind nun von einer einzellichen Schicht von Zellen umgeben, deren Nucleolus sich vergrößert zeigt und besonders intensiv gefärbt ist. Die ,,Nährzellen", wie ich sie im folgenden kurz bezeichnen möchte, nehmen schnell an Größe zu; sie sind, entsprechend dem Verlaufe des Gefäßbündels gestreckt und zeigen, je weiter sie von der Sporenspitze entfernt sind, einen um so größeren Kern. Die Mengenzunahme des Kernes ist durch Kernverschmelzungen bedingt, die wir in allen Stadien bei Kernen jeder Größe in den ,,Nährzellen" vorfinden. Die Struktur des Kernes läßt vor allem den großen Nukleolus, der sich mit Safranin sehr stark färbt, erkennen, das Kerngerüst besteht nur aus wenigen fädigen Bestandteilen, die sich mit Wasserblau blau gefärbt haben. Chromatinkörnchen finden sich so gut wie gar nicht und der riesenhafte Kern macht, abgesehen von dem großen Kernkörperchen, einen sehr inhaltsarmen Eindruck.

Das Protoplasma der ,,Nährzelle" ist vakuolig und auch rein blau gefärbt im Gegensatz zu den anderen Zellen, die eine mehr rötliche Färbung vom Safranin her behalten haben.

Sowie die Degeneration beginnt, sieht man zuerst die Grenzen der Zellwand schwinden, dann wird das Protoplasma der Zelle resorbiert und zuletzt erfolgt die Auflösung des Zellkerns, wobei insbesondere das Zerfallen des Nucleolus in verschiedenen Körnchen zu beobachten ist. Wir finden infolge der Resorption dieser ,,Nährzellen" neben den Gefäßbündelanlagen regelmäßig leere Spalten, die der Größe der vorherigen ,,Nährzellen" entsprechen. Diese Zwischenräume werden aber bald von den angrenzenden Parenchymzellen geschlossen.

Werfen wir die Frage nach der biologischen Bedeutung dieser Riesenkerne auf, so wird die Annahme zutreffen, daß es sich hier um eine erhöhte Nährstoffbereitung handelt. Die Merkmale der Kernverschmelzungen und die Resorption durch die viele Nahrung beanspruchenden Nachbarzellen haben unsere Riesenzellen mit den Tapetenzellen der Antheren gemeinsam; auch die letzteren werden vor allem auch zur Bildung mechanischen Gewebes, nämlich der Pollenmembran verwandt und so dürften die Asparagus-Riesenkerne bzw. Zellen die schnelle Beschaffung des Materials für die Gefäßwandungen ergeben, um so mehr,

als es sich bei der Pollenbildung und ebenso bei der Sproßentwicklung von Asparagus um sehr schnell wachsende Organe handelt. Auch die Kernverschmelzungen der Heterodera-Gallen finden in Zellen statt, die auf morphologische Fähigkeit verzichtend, eine intensive ernährungsphysiologische Tätigkeit entfalten.

Von diesem Gesichtspunkt wird auch die „Befruchtung" des Embryosackkernes verständlich; auch die triploide Endospermgeneration hat auf morphologische Aufgaben verzichtet und sich ausschließlich auf die Ernährung des Embryo eingetsellt. Zudem wäre hier zu bemerken, daß der Ausdruck „vegetative Befruchtung" für die Kopulation des diploiden sekundären Embryosackkernes mit dem zweiten Spermakern mir völlig ungerechtfertigt erscheint. Denn, wenn Strasburger z. B. einen so scharfen Unterschied macht zwischen Apogamie und Parthenogenesis aus dem einen Grunde, weil das Ei in den Fällen von Apogamie seinen diploiden Charakter gewahrt hat und wenn infolgedessen Strasburger dieses diploide Ei als vegetative Zelle betrachtet, so kann man folgerichtig den diploiden sekundären Embryosackkern auch nur als Kern einer vegetativen Zelle bezeichnen und seine Kopulation mit dem zweiten Spermakern nur den vegetativen Kernverschmelzungen an die Seite stellen, die man gemäß ihrer biologischen Bedeutung vielleicht als Trophomixis bezeichnen könnte.

Mit größerem Rechte ließe sich die Verschmelzung der beiden haploiden Kerne zum sekundären Embryosackkern als eine Art der Selbstbefruchtung auffassen.

Um endlich noch auf das Beispiel der Vermehrung der Kernsubstanz im Embryosack von Lilium Martagon zurückzukommen, so ist diese wahrscheinlich auch zu ernährungsphysiologischen Zwecken vorgenommen, um eine bessere Versorgung des Embryosackes mit Nährstoffen sicherzustellen in ähnlicher Weise, wie es z. B. bei den Polycarpicae durch die zum Teil riesenhafte Entwicklung der Antipoden erreicht wird.

Als Ergebnis dieser Beobachtungen finden wir also in den Sproßspitzen von Asparagus officinalis regelmäßig an der Peripherie der jungen Gefäßbündelanlagen Kernverschmelzungen und als Folge hiervon Riesenkerne in Riesenzellen. Diese Zellen degenerieren nach kurzer Zeit und dienen wahrscheinlich als Baumaterial für die Gefäßbündel.

Erklärung der Tafelabbildungen.

Sämtliche Zeichnungen sind bei 750facher Vergrößerung gezeichnet.

1. Kernverschmelzung in einer noch sehr jungen „Nährzelle", die sich gerade erst durch Färbung und Größe als solche gut erkennen ließ.

2. Kernverschmelzung in einer etwas älteren Nährzelle.

3 und 4. „Nährzellen" in jungem Stadium.

5 und 6. Kerne von älteren „Nährzellen"; in 5 ein Kern, bei dem die Nukleolen noch nicht verschmolzen sind.

7. Zwei nebeneinanderliegende Riesenkerne vor der Verschmelzung.

8. Zwei frei nebeneinanderliegende Riesenkerne, deren Zellen ihre Zellmembranen aufgelöst haben, daneben eine Reihe von parenchymatischen Zellen, um den Unterschied in der Kerngröße zu zeigen.

9—12. Verschiedene Stadien der Verschmelzung; in 10 eine Zelle der Gefäßbündelanlage mitgezeichnet, man sieht, daß die Riesenkerne den vielfachen Inhalt der normalen Zellen besitzen. An sämtlichen Riesenkernen fällt der große Nucleolus bzw. die Nukleolen auf im Gegensatz zur sonstigen Inhaltsarmut der Riesenkerne.

1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12

chürhoff gez. E. Laue, Lith. Inst. Berlin.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Zur Analogie zwischen lebender Materie und Proteosomen.

Von **Oscar Loew.**

Die von Th. Bokorny und mir[1]) beschriebenen, mit Koffein in vielen Pflanzenzellen erzeugten glänzenden Tropfen, Proteosomen genannt, sind nach unserer Auffassung im wesentlichen der labile Eiweißstoff, der das Material zum Aufbau des lebenden Protoplasmas darstellt. Alles, was die Zelle tötet, wirkt auch, wenn auch meist langsamer, koagulierend auf die Proteosomen und aus diesen stark lichtbrechenden Tropfen werden unter Vakuolenbildung hohle, feste, nicht mehr im Wasser lösliche Gebilde. Da nun ein chemischer Unterschied des Protoplasmas in lebenden und toten Zellen durch spezifische Färbungen nachgewiesen werden kann, wandte ich diese charakteristischen Reaktionen auch auf die Proteosomen im frischen, labilen, sowohl als auch den koagulierten, stabilen Zustand derselben an. Hieraus ergab sich eine vollständige Analogie des Verhaltens von Protoplasma und Proteosomen.

Mosso[2]) empfahl Methylgrün zur Entscheidung, ob Protoplasma abgestorben ist. Das Methylgrün wurde von ihm zu 2% in einer 0,8 bis 1%igen Kochsalzlösung gelöst, angewandt. Lebende Zellen färben sich damit violett, tote grün. Die Versuche wurden mit Leukozyten, Flimmerepithel, Haaren von Tradescantia virginica usw. und anderen Objekten ausgeführt.

Rhumbler[3]) versuchte eine Mischung eines sauren Farbstoffes (Eosin) mit einem basischen (Methylgrün). Nach Ruzika sind diese Versuche jedoch nicht einwandfrei, weil Methylgrün zu giftig wirkt und die Zellen rasch tötet. Er schlägt eine Mischung vor von Neutralrot und Methylenblau, welche beide Farbstoffe basischer Natur sind[4]). Er mischte 0,05%ige Lösungen beider Farbstoffe. Granula von Leukozyten färbten sich in dieser Lösung rot, solange die Leukozyten lebend waren, in abgestorbenen Leukozyten aber färbten sie sich blau. Amöben färbten sich rot, solange sie Bewegung zeigten, beim Absterben wurde die an-

---

1) Siehe besonders Flora 1895, pag. 68; Bd. CII, pag. 113; Bd. CVII, pag. 111; ferner O. Loew, Die chemische Energie der lebenden Zellen, II. Aufl., Kap. 7 u. 8.

2) Virch. Arch., Bd. CXIII, pag. 397 [1888].

3) Zool. Anzeig., Bd. XVI, pag. 47 [1893].

4) Pflüg. Arch., Bd. CVII, pag. 497.

fängliche Färbung blau und zwar sowohl der Zellkern, als auch die Granula. Muskelfasern und Flimmerepithel zeigten dieselben Unterschiede im lebenden und toten Zustande. Bakterien und Hyphomyzeten färbten sich violett mit rotem Ton wenn lebend, aber violett mit blauem Ton wenn tot. Ruzika nimmt für diese Färbungen sowohl physikalische Faktoren als auch chemische Wirkungen an und meint: „Es ist klar, daß wenn wir die supponierten Gruppen des Eiweißmoleküls kennen würden, wir imstande wären, den chemischen Unterschied zwischen lebendem und totem Protoplasma zu präzisieren."

Wenn nun nach meiner Ansicht zwischen den labilen und stabilen Proteosomen derselbe chemische Unterschied besteht, wie zwischen den Proteinen des lebenden und des toten Protoplasmas, so muß auch das Verhalten der Proteosomen gegen Methylgrün und gegen die Ruzika-Mischung das gleiche sein, wie das zwischen lebenden und toten Protoplasma.

Zu meinen Versuchen nahm ich jene Farbstoffe weit verdünnter als die genannten Autoren, so verdünnt, daß die Lösung nur noch schwach gefärbt erschien. In solchen Lösungen ließ ich die Objekte 1—2 Tage und zwar am Tageslicht; die lebenden Zellen blieben so zum großen Teile am Leben. Es wurde auch etwas Koffein zugesetzt, weil sonst die labilen Proteosomen langsam in Lösung gegangen wären. Es wurde auf diese Weise die Giftwirkung der Farbstoffe vermieden, andererseits auch eine allgemeine diffuse Färbung der ganzen Zelle verhindert, wie sie bei konzentrierteren Farbstofflösungen eintritt.

Zu den Versuchen eignet sich am besten Spirogyra majuscula, weil diese Art oft so viel aktives Eiweiß im Zellsaft speichert, daß bei mehrstündigem Aufenthalt in einer 0,1—0,5%igen Lösung von Koffein sehr große Proteosomen von mehr als dem halben Zelldurchmesser in den Zellen entstehen. Man wartet, bis die zahlreichen anfangs gebildeten kleinen Tröpfchen sich zu wenigen großen verschmolzen haben. Nach einigen Tagen Liegen in der Koffeinlösung fangen einige Zellen an abzusterben und einige Zeit darauf zeigen auch die in diesen Zellen befindlichen Proteosomen Trübung durch Bildung zahlreicher kleiner Vakuolen, ein Prozeß, der häufig bis zur Bildung einer festen Hohlkugel fortschreitet. Legt man nun eine Anzahl solcher Fäden, in welchen ja die lebenden und toten Zellen sehr leicht voneinander zu unterscheiden sind, in eine sehr verdünnte nur schwach gefärbte Lösung von Methylgrün, welcher man etwas Koffein zugesetzt hat, so kann man schon nach 4 Stunden eine Anzahl Zellen beobachten, welche Farbstoff aufgenommen haben, weit intensiver zeigt sich jedoch die Färbung nach 1—2 Tagen.

In den noch lebenden Zellen haben sich nun die labilen Proteosomen rosa bis violett gefärbt, in den toten Zellen aber die vakuolisierten stabilen Proteosomen intensiv grün. In einigen wenigen Fällen waren die Proteosomen tief blau gefärbt. Solche blaue Proteosomen kamen vereinzelt auch in Zellen vor, in welchen schon ein bis zwei andere Proteosomen intensiv grün gefärbt waren. Da blau aus violett und grün hervorgeht, dürfte es sich um noch nicht vollendete Gerinnung handeln.

Es ergibt sich also aus dieser Erscheinung, daß eine erhebliche chemische Veränderung beim Koagulieren der Proteosomen vor sich geht. Worin besteht nun die Veränderung des Methylgrüns durch die labilen Proteosomen und durch das lebende Protoplasma zu einem roten bis rotvioletten Farbstoff?

Das Methylgrün wird aus dem Methylviolett durch Addition von Chlormethyl gewonnen; dieses Grün spaltet bei Temperaturen über 120 Grad das Chlormethyl wieder ab unter Rückbildung des ursprünglichen Methylvioletts. Es wirken also die labilen Eiweißstoffe bei gewöhnlicher Temperatur ebenso verändernd auf das Methylgrün wie eine Temperatur von über 120 Grad. Die Formeln der beiden Farbstoffe mögen hier angeführt werden:

$(CH_3)_2N-$ ⬡ $-C=$ ⬡ $=N(CH_3)_2Cl$
(drittes Ringsystem am C:) $CH_3-N=(CH_3)_2$, Cl

Methylgrün

$(CH_3)_2N-$ ⬡ $-C=$ ⬡ $=N(CH_3)_2Cl$
(drittes Ringsystem am C:) $N=(CH_3)_2$

Methylviolett

Auf Unterschieden im Grade von Alkaleszenz oder Azidität beruhen in diesem Falle die verschiedenen Färbungen ganz gewiß nicht, wie auch daraus hervorgeht, daß solche Proteosomen, welche im labilen Zustande in eine 0,1%ige Lösung von Ammoniak kamen und unter Ammoniakabsorption erstarrt waren, sich nicht violett, sondern tief grün färbten. Durch die Ammoniakabsorption würde ja ein schwach alkalischer Grad noch verstärkt worden sein[1]) und um eine schwach

[1]) Nach meiner Ansicht über die Bildung von aktivem Eiweiß aus dem

saure Beschaffenheit kann es sich ja bei dem aktiven Eiweiß nicht handeln, sondern höchstens bei dem umgelagerten koagulierten Eiweiß der Proteosomen, dem passiven Eiweiß.

Es wurde noch zur Kontrolle eine Anzahl solcher Fäden mit lebenden und toten Zellen 2 Tage lang in einer hochverdünnten Methyl-violett-Lösung belassen. Hierbei stellte sich heraus, daß sowohl Zytoplasma als Proteosomen in lebenden Zellen den Farbstoff aufnahmen, in den abgestorbenen Zellen aber nicht, im Gegensatz zu manchen anderen Farbstoffen. Die stabilen koagulierten Formen der Proteosmen zeigten bei diesem Versuche lediglich die gelbliche Färbung, welche sie gewöhnlich nach ein Paar Tagen durch Oxydation der geringen Gerbstoffbeimengung zeigen. In einzelnen Zellen war das abgestorbene Zytoplasma wie sonst ungefärbt, aber doch die Proteosomen violett. Es ergab sich dann, daß diese Proteosomen noch nicht geronnen waren.

Was nun die Ruzika-Mischung betrifft, so läßt sich zwischen den beiden Farbstoffen derselben kein wesentlicher Unterschied in der Basizität aus der Struktur entnehmen; die Aufnahme des einen oder anderen der Farbstoffe durch Proteosomen hängt möglicherweise teilweise mit einem Unterschied in der Konfiguration jener Atomgruppen zusammen, welche mit dem Unterschied zwischen der labilen und stabilen Form von Eiweiß zusammenhängen. Die Formeln beider Farbstoffe sind wie folgt:

$(CH_3)_2{=}N{-}$ [Ring] $-N{=}$ / $-N{=}$ [Ring] $-CH_3$ / $-NH_2HCl$

Neutralrot

$(CH_3)_2N{-}$ [Ring] $-S{=}$ (Cl) / $-N{=}$ [Ring] $-N(CH_3)_2$

Methylenblau

Die lebenden Zellen färben sich, wie erwähnt, in dieser Mischung mit Neutralrot, die toten mit Methylenblau. Der Umschlag von rot in blau geschieht nach Ruzika beim Absterben der Zellen in der Mischung oft sehr schnell. In voller Übereinstimmung mit dieser Er-

---

Dialdehyd der Asparaginsäure durch Kondensation unter Reduktionsvorgängen sind jene Atomgruppen folgendermaßen konstituiert:

$$\begin{array}{l} -CH-NH_2 \\ \quad | \\ =C-C{\overset{=O}{\underset{-H}{}}} \end{array}$$

Labile Gruppe im aktiven Eiweiß

$$\begin{array}{l} -CH-NH_2 \\ \quad | \\ =C-C\begin{cases} OH \\ NH_2 \\ H \end{cases} \end{array}$$

Mit Ammoniak fixierte Gruppe

$$\begin{array}{l} -CH-NH \\ \quad | \qquad\; | \\ =C\,\text{——}\,C\begin{cases} OH \\ H \end{cases} \end{array}$$

Stabile, umgelagerte Gruppe im passiven gewöhnlichen Eiweiß

cheinung ist nun das Verhalten der labilen und stabilen Form der Proteo-
omen. Setzt man zu einer Koffeinlösung, in welcher Spirogyra-Fäden
ich seit mehreren Tagen befunden haben, einige Tropfen der verdünnten
Ruzika-Mischung, so daß die Lösung nur schwach gefärbt erscheint,
o sind nach einem Tage[1]) alle labilen Proteosomen intensiv rot, die
koagulierten Proteosomen aber in den abgestorbenen Zellen tief blau,
in instruktives Bild, welches einen überraschenden Anblick gewährt.

Sehr schön demonstriert sich auch der Übergang vom labilen in
len stabilen Zustand der Proteosomen. In manchen noch lebenden
Zellen nämlich hat ausnahmsweise die Koagulation der Proteosomen
chon begonnen, ist aber noch nicht vollendet. In diesem Falle sind die
Proteosomen violett (Mischfarbe). Es gibt ferner, wenn auch sehr ver-
inzelt, Fälle, bei denen in noch lebenden Zellen die Koagulation der
Proteosomen schon vollendet ist. In diesen Fällen ist nur ein tiefes
Blau zu sehen, ein Beweis, daß das Methylenblau durch das lebende
Zytoplasma ebenso leicht eindringt, als das Neutralrot.

Von Wert war es noch, auch die mit 0,1 $^0/_0$ Ammoniak fixierten
Koffeinproteosomen (s. oben) mit der Ruzika-Mischung zu prüfen.
Es ergab sich hier, daß sich diese überall mit Neutralrot färbten. Hier
lso verhielt sich sowohl das labile als auch das Amino-Eiweiß der
Proteosomen völlig gleich, während im Methylgrün-Versuch im Gegen-
eil die mit Ammoniak fixierten Proteosomen, das Amino-Eiweiß, sich
vie die koagulierten verhielten. Dieser fundamentale Unterschied ist
ber leicht begreiflich: Bei der Ruzika-Mischung handelt es sich
ur um spezifische Speicherung, bei Methylgrün-Versuch aber um
ine chemische Aktion, wobei das Methylgrün in das Anilinviolett
urückverwandelt wird und diese chemische Aktion kann nicht mehr
geleistet werden, wenn die labilen Gruppen im aktiven Eiweiß durch
Ammoniakaufnahme verändert sind und ihre Labilität verloren haben;
lenn damit ist sicher auch die chemische Leistungsfähigkeit ver-
chwunden.

Auch gegen Chinon verhält sich die labile und die stabile Form
ler Proteosomen verschieden. Die labile Form färbt sich durch Chinon
ntensiv gelb, die stabile aber braun. Eine braune Färbung liefert Chinon
icht nur mit gewöhnlichen Proteinstoffen, sondern mit verschiedenen
nderen Körpern, wie Phenolen und Glukosiden.

---

1) Bei stärkerer Konzentration kann man schon nach einigen Stunden das
Resultat erkennen, allein man riskiert dabei das Absterben der meisten Zellen.

Schlußfolgerungen.

1. Die Reaktionen von Mosso und von Ruzika zeigen, daß zwischen der labilen und der stabilen Form der Proteosomen ein ähnlicher chemischer Unterschied besteht wie zwischen lebendem und abgestorbenem Protoplasma.
2. Die Umwandlung von Methylgrün in Methylviolett bei der Reaktion von Mosso ist eine chemische Arbeit, zu welcher die labilen Proteosomen ebenso befähigt sind, wie das lebende Protoplasma.
3. Die mit Ammoniak fixierten Proteosomen sind ebenso unfähig, Methylgrün in Methylviolett umzuwandeln, wie die geronnenen umgelagerten Proteosomen; sie färben sich bei der Reaktion von Mosso ebenso wie die geronnenen. Dagegen färben sich bei der Reaktion von Ruzika die mit Ammoniak fixierten Proteosomen ebenso wie die labilen, sie nehmen das Neutralrot aus der Ruzika-Mischung auf. Dieser Unterschied ist aber leicht erklärlich; denn es liegt bei der Farbstoffaufnahme aus der Ruzika-Mischung keine chemische Leistung vor wie bei der Reaktion von Mosso, sondern nur eine Adsorption, die durch alkalische Medien begünstigt wird.

Notiz über eine überraschende Kristallbildung in toten Zellen.

Von **Oscar Loew.**

Wenn man Fäden von Spirogyra[1]) in eine 0,1—0,01 %ige Lösung von Malachitgrün in gewöhnlichem Wasser, das Kalziumbikarbonat enthält, oder in destilliertem Wasser, welchem etwas Kaliumbikarbonat zugesetzt ist, bei niedriger Temperatur 1—2 Tage stehen läßt, so bemerkt man eine reichliche Bildung farbloser oktaëdrischer Kristalle zwischen dem noch mäßig grün gefärbten Zytoplasma und der Zellwand. Kontrollversuche zeigten, daß die Zellen sehr bald in der Farbstofflösung absterben und daß erst nachher die Kristallbildung stattfindet.

Wenn man den Farbstoff in destilliertem Wasser statt in Brunnenwasser löst, so bemerkt man nach 2 Tagen in den stark gefärbten abgestorbenen Zellen keine oder nur äußerst spärliche Kristalle. Wenn nun jetzt zur Lösung 0,1% Kaliumbikarbonat gesetzt wird, so entfärbt ich die Lösung nach längerer Zeit und zahlreiche farblose Kristalle ind nun zwischen Zytoplasma und Membran erschienen.

Wenn die Fäden aber zuerst mehrere Tage in einer einpromille Koffeinlösung gelegen hatten, ehe sie in die obige Lösung des Malachitgrüns mit 0,1% Kaliumbikarbonat kamen, so sind nach mehreren Tagen diesmal die Kristalle im Zellsaft abgelagert. Offenbar trägt hier das Koffein als schwache Base zum Zustandekommen der Kristallisation im Zellsaft bei, denn im Zellsaft ist offenbar eine größere Menge Coffein nthalten, wie die Ausscheidung der zahlreichen Proteosomen beweist.

Die eingehende Untersuchung hat ergeben, daß es sich um Bildung der Leukobase des Malachitgrüns handelt. Dadurch, daß dieser Farbstoff stark vom Zytplasma adsorbiert wird und durch die Karbonate die Leukobase nur sehr langsam aus dem Farbstoff gebildet wird und diese Base nicht nur sehr schwer löslich, sondern auch schwer dialysier-

---

1) Größere Spirogyra-Arten sind besonders geeignet, wie Spirogyra majuscula. Auch erlaubt hier die relativ geringere Entwicklung des Chloroplasten einen Überblick über den ganzen Zellinhalt mit Zellkern.

bar ist, kommt die Kristallbildung in den Zellen zustande. Die Erscheinung läßt sich auch mit anderen Objekten erzielen.

Das Malachitgrün[1]) ist, wie mancher andere Anilinfarbstoff, das farbige Salz einer farblosen Base. Die grüne Lösung wird durch Ätzkali sofort, durch Karbonate oder Bikarbonate aber bei gewöhnlicher Temperatur nur langsam in die farblose freie Base übergeführt. Die oben erwähnten farblosen Kristalle lösen sich langsam in Essigsäure mit grüner Farbe, was zur Identifizierung dient.

---

1) Dieser Farbstoff ist bekanntlich außerordentlich giftig.

Die Blattbewegungen der Marantaceen und ihre Beziehung zur Transpiration.

Von **Wilhelm Hermann.**

(Mit 8 Abbildungen im Text.)

In der Ordnung der Scitamineen beansprucht durch ihre Eigentümlichkeiten die Familie der Marantaceen in gleicher Weise die Aufmerksamkeit des Physiologen und Biologen. Sie ist ausgezeichnet durch besonders große, meist farbenreiche Blätter. Das charakteristischste Merkmal jedoch, wodurch sich die Familie von allen übrigen derselben Ordnung unterscheidet, ist im Übergang des Blattstiels in die Lamina zu suchen. Dieser zeigt eine ganz eigene Struktur: er ist zu einem Gelenk ausgebildet. Mit ihm führen die Marantaceen eine Reihe von Bewegungen aus, die schon mehrfach zu Erörterungen Anlaß gegeben haben. Neben der Anatomie, die von Körnike, Schwendener, Petit, Debski behandelt wurde, stand hauptsächlich die Frage nach dem Zustandekommen der Bewegungen im Vordergrund. Sie ist von Debski, Schwendener und Möbius untersucht worden, ohne daß jedoch diese Forscher in allen Punkten zu einem einheitlichen Resultat gekommen wären. Möbius selbst sagt, daß noch viele und mannigfaltige Untersuchungen vorgenommen werden müßten, um die Frage zu entscheiden.

Ich habe, wie aus dem folgenden ersichtlich ist, mich bemüht, einen Teil dieser notwendigen Versuche zu machen und ein wenig zur Klärung der Frage beizutragen.

Auf den anatomischen Bau der Marantaceen will ich nicht näher eingehen, er ist genau bekannt und ich verweise auf die oben genannten Schriften. Nur so viel will ich schildern, als zum Verständnis des Folgenden nötig ist.

Der Bau des Blattstieles zeigt keine besonderen Merkmale. Auffallend ist vielleicht die regelmäßige halbmondförmige Anordnung der Gefäßbündel, wenigstens ist eine solche bei anderen Monokotylen

selten. Aber diese Eigentümlichkeit teilt sich auch dem Gelenk und der Mittelrippe des Blattes mit und ist kein besonders charakteristisches Merkmal des Blattstieles. Die Epidermis und der Bastbelag der Gefäßbündel sind mehr oder minder stark verholzt. Der Stiel geht ziemlich unvermittelt in das Gelenk[1]) über (Fig. 1).

Der Querschnitt des Gelenkes (Fig. 2) zeigt in der Regel elliptische Form. In diesen sind die Epidermis (*a*) und die Phloëmbelege der Gefäßbündel unverholzt, nur bei älteren Blättern läßt sich in ihnen mit Phloroglucin-Salzsäure Holzreaktion erzielen.

Die Unterseite des Gelenkes weist eine große Anzahl von Spaltöffnungen auf, während auf der Oberseite nur wenige zu zählen sind. Schwendener hat die Zahlenwerte, die sich für die Spaltöffnungen auf der Unterseite des Gelenkes, des Blattstiels und der Spreite ergeben, in einer Tabelle zusammengestellt. Da die Werte für Calathea Lietzei, Ctenanthe setosa (Phrynium setosum) und Maranta Kerchoveana, die ich nachprüfen konnte, mit den von mir gefundenen annähernd übereinstimmten, gebe ich sie hier wieder.

Fig. 1.

Fig. 2.

1) In der Literatur ist die Bezeichnung „Gelenkpolster" üblich; doch will ich den Ausdruck vermeiden, da er bei den Marantaceen die tatsächlichen Verhältnisse nicht immer genau wiedergibt. Es gibt manche Spezies, bei denen der Umfang der Gelenke nicht größer ist, als der des Stiels, ja sogar diesen nicht einmal erreicht, z. B. Calathea pacifica. Lind. u. Andr., Maranta Lindeniana, Thalia dealbata.

Name der Pflanze	Zahl der Spaltöffnungen pro Quadratmillimeter		
	Polster	Blattstiel	Spreite
Maranta Kerchoveana	360	15	60
Maranta oblongifolia	240	4	110
Stromanthe porteana	300	4	140
Ctenanthe setosa	190	18	140
Calathea Lietzei	580	12	110
Calathea princeps	460	30	290
Calathea pulchella	510	6	120
Calathea smaragdina	310	20	170

Bei Betrachtung der Tabelle fällt die große Überzahl der Spaltöffnungen auf, die die Gelenkunterseite im Verhältnis zu den anderen Pflanzenteilen aufzuweisen hat. Daß eine solche Tatsache beachtenswert ist und nicht ohne Bedeutung sein kann, schien mir auf der Hand zu liegen.

Auf der Gelenkoberseite zeigt die Epidermis meist Behaarung, deren Stärke jedoch sehr verschieden ist. Während Ctenanthe setosa viele Haare hat, ist M. arundinacea so gut wie haarlos. Die Bedeutung dieser Haare ist nicht erkannt; Debski glaubt sie darin zu finden, daß er ihnen die Aufgabe zuschreibt, das von der Lamina herabfließende Wasser zu dem Stiel abzuleiten. Aber bei der Art der Haarausbildung und bei ihrem häufigen Fehlen erscheint mir eine solche Deutung unwahrscheinlich zu sein. Mir ist nur aufgefallen, daß da, wo die Behaarung fehlt, häufig eine andere Färbung des Gelenks zu beobachten ist.

Unter der Epidermis liegt ein aus ein bis zwei Schichten bestehendes Parenchymgewebe (*a*) (Fig. 1). Auf dieses folgt der Ring des für die Marantaceen so eigentümlichen Wassergewebes (*b*). Der Name ist von Petersen eingeführt; er hat, wie Schwendener zeigt, seine volle Berechtigung, denn es kommen den Zellen die Eigenschaften eines echten „Wassergewebes" zu. Davon kann man sich leicht überzeugen, wenn man ein Blatt welken läßt. Zunächst nimmt das Wassergewebe an Volumen ab, und erst wenn das Wasser desselben verbraucht ist, beginnt das übrige Gewebe einzutrocknen. Das Gewebe besitzt also die Fähigkeit, seinen wässerigen Inhalt an andere Zellen abzugeben. Zu beachten ist jedoch hierbei, daß die innerhalb des Wassergewebes liegenden Zellen außerordentlich gut vor Verdunstung geschützt sind. Die Wasserzellen schließen sich eng aneinander, ohne jede Spur von Interzellularen oder erkennbaren Tüpfeln. Trotzdem doch eine genügende

Anzahl von Spaltöffnungen in der Epidermis ist, läßt sich bei abgeschnittener Lamina und verschlossener Schnittfläche mit der Saugpumpe keine Luft durch das Gelenk saugen. Das Wassergewebe besteht aus lebenden, plasmolysierbaren, einen Kern führenden Zellen.

Die einzelne Zelle ist langgestreckt (Fig. 1), von prismatischer Form, der Querschnitt ist ein Sechseck (Fig. 3).

Die Zellen sind in der Regel so orientiert, daß sie mit der Radialebene einen Winkel von 30—60° bilden.

Das Wassergewebe findet aber keineswegs im Gelenk seinen Abschluß, es zieht sich etwa bis zur Hälfte des Blattes am Mittelnerv hin.

Abgelöst wird das Wassergewebe nach innen zu durch einen breiten Ring von Parenchymzellen (*c*), die im Stiel nicht vorhanden sind. Die Breite dieses Ringes (*c*) ist wechselnd und bei den einzelnen Arten verschieden. Zu beachten ist die Tatsache, daß in der Regel die Zone der

Fig. 3.

Fig. 4.

Parenchymzellen (*c*) auf der Oberseite breiter ist als auf der Unterseite (Fig. 2). Die Unterschiede sind oft ganz beträchtlich; so zählte ich z. B. mehrfach bei Ctenanthe setosa acht Zellagen mehr auf der Oberseite; bei anderen Spezies ist der Unterschied weniger auffallend, z. B. bei Lindeniana, wo es nie mehr als zwei Zellreihen waren.

Innerhalb dieses Parenchymrings liegen die Gefäßbündel in der oben angegebenen Anordnung mit starkem, unverholztem Bastfaserbelag, der besonders auf der Innenseite hervortritt. Zwischen ihnen liegen Interzellularräume, die zwar groß sind, aber die des Stiels an Weite doch nicht erreichen. Wie dort sind sie von Diaphragmen durchbrochen. So viel vom Bau des normalen geraden Gelenkes.

Hat das Blatt sich gekrümmt, so treten eine Reihe von Veränderungen auf. Die Wassergewebezellen sind zwar noch gerade, ein Beweis ihrer großen Biegungsfestigkeit, aber ihr Querschnitt ist ein anderer geworden. Auf der Oberseite des Gelenkes allerdings kann man noch

die alte Gestalt beobachten, auf der Unterseite jedoch erscheinen die Zellen zusammengepreßt (Fig. 4).

Die Untersuchung dieser Verhältnisse ist nicht ganz leicht, wie schon Debski gesehen hat; denn die Veränderungen gehen, sobald die Schnitte ins Wasser gelegt werden, schnell wieder zurück und es ist kaum möglich ein Präparat solcher zusammengepreßter Zellen herzustellen, da auch die sonst bewährten Fixierungsmethoden versagen.

Die Weite der Interzellularräume im Parenchym zwischen den Gefäßbündeln ist bedeutend kleiner geworden, häufig (Ctenanthe setosa) schienen sie ganz geschwunden, während die Zone der Parenchymzellen sich auf deren Kosten vergrößert hat, indem die einzelnen Zellen breiter geworden sind. Manchmal kann man sehen, wie die Parenchymzellen, die zwischen den Gefäßbündeln liegen, direkt zusammengedrückt sind. Was hier von dem Gelenk gesagt wurde, gilt gleichermaßen für den Teil der Mittelrippe, der analogen Bau hat. Ist die Krümmung wieder zurückgegangen, so nimmt auch das Gelenk seine ursprüngliche Gestalt wieder an.

Bei älteren Blättern, die lange Zeit ihre Bewegungen ausgeführt haben und dann reaktionslos geworden sind, ist der Bastbelag der Gefäßbündel verholzt.

Hiermit glaube ich das Nötigste aus der Anatomie mitgeteilt zu haben; es sind nur noch einige Bemerkungen über die Bewegungen anzuführen. Die Stelle, an der die Marantaceen-Blätter ihre Krümmungen ausführen, ist, wie zu erwarten steht, meist das Gelenk selber und zwar bei fast allen Arten, deren Gelenke auch wirkliche „Polster“ sind. Andere Arten führen, wie es auch von Schwendener und Debski erwähnt wird, die Bewegungen normalerweise nicht im Gelenk, sondern in dem unteren Teil der Spreite aus, z. B. M. Lindeniana, Cal. flavescens. Auch gibt es einzelne Arten, die im allgemeinen überhaupt keine Krümmung zeigen, wie etwa Cal. pacifica. Genauere Angaben über den Ort der Krümmung zu machen ist nicht möglich. Bei Ct. setosa schien es mir, als ob unter normalen Verhältnissen das untere Drittel des Gelenkes bevorzugt sei; aber es gab auch sehr viele Ausnahmen und bei anderen Spezies ließen sich nie so viel übereinstimmende Beobachtungen machen, daß man aus ihnen eine Regel hätte ableiten können.

Wie entstehen nun aber diese Krümmungen? Diese Frage, die sich naturgemäß jedem Physiologen sofort aufdrängt, ist wie erwähnt, von Schwendener, Debski und Möbius in Angriff genommen worden, jedoch mit so verschiedenen Ergebnissen, daß es sich wohl verlohnt, die Frage nochmals zu behandeln.

Schwendener gibt folgende Vorstellung von der Bewegungsmechanik. Er geht zunächst von den Vorgängen beim Welken aus. Hierbei ändert sich sowohl das Volumen der Wasserzellen, als auch die Winkel, unter denen ihre Achse die Achse des Gelenkes schneidet. „Die schräg gestellten Zellen bewegen ihre peripherischen Enden nicht bloß nach innen, sondern zugleich nach oben; sie drücken so in dieser Richtung auf die benachbarten Gewebe und somit auch auf die Epidermis. Im oberen der Spreite zugekehrten Teile des Polsters kommt infolgedessen longitudinale Druckspannung, im unteren dagegen Zugspannung zustande. Diese Spannungen finden ihren Ausdruck in der ungleichen Verkürzung, welche die verschiedenen Längsabschnitte des Polsters beim Austrocknen erfahren.“ — „Die Bewegungen des Wassergewebes erinnern hiernach an das Spiel eines Systems von Blasebälgen, die man sich in Gestalt eines Zylindermantels um eine zentrale Achse gruppiert denkt. Als Längsrichtung derselben wäre aber nicht, wie bei anderen stielrunden Organen, die radiale, sondern eine unter verschiedenen Winkeln zur Polsterachse geneigte anzunehmen. Ein von außen wirkender seitlicher Druck hätte unter diesen Umständen zur Folge, daß die einzelnen Blasebälge sich radial verschmälern und gleichzeitig steiler aufrichten, wobei die Wanddicke des Zylindermantels sich entsprechend verkleinern müßte. Das ist im wesentlichen auch das Verhalten der schräg gestellten Zellen des Wassergewebes.“

Ähnlich ist das Verhalten des Wassergewebes bei heliotropischen Krümmungen des Gelenks, „nur daß hierbei die Konvex- und Konkavseite sich natürlich entgegengesetzt verhalten“. Die Neigungswinkel der Wassergewebszellen differieren auf den beiden Hälften nach Schwendener's Angabe um etwa 5—9°. Wie beim Welken werden die Winkel auf der Unterseite des Gelenks kleiner, indem diese Wasser abgeben; auf der Oberseite werden sie größer, indem sie Wasser aufnehmen.

Wo die Perzeption des Reizes statthat, kann Schwendener nicht mit Bestimmtheit sagen; es ist ihm wahrscheinlich, daß sie im „Rindenparenchym“ stattfindet, da das Wassergewebe nicht aktiv krümmungsfähig zu sein scheint, dagegen ist es nach seiner Meinung noch für Licht empfänglich. Schwendener stützt seine Ansicht auf Versuche, die später beleuchtet werden sollen.

Für die auffallende Tatsache der großen Zahl der Spaltöffnungen auf der Unterseite kommt Schwendener zu keinem Ergebnis. Ein gut Teil Schuld daran mag wohl der Umstand haben, daß er „die Ansicht für unbegründet hält, die Spaltöffnungen in erster Linie als Regulatoren der Transpiration anzusehen“.

Debski[1]) kommt auf Grund der Untersuchungen über die heliotropischen Bewegungen zu einem etwas anderen Resultat. Er erklärt das Zustandekommen der Bewegung durch die Annahme, daß der Turgor sich auf den antagonistischen Seiten ändere und daß auf der Unterseite des Gelenkes durch Erhöhung des Turgors eine starke Kontraktion im Gelenk eintrete. Durch diese Verkürzung würde die Bewegung ausgelöst werden. Er erhärtet seine Annahme durch den Hinweis auf die Krümmungen in der Mittelrippe, auf das Rückgehen der Bewegung nach der Plasmolyse. Die eigentliche Ursache liegt in den Parenchymzellen zwischen den Gefäßbündeln und den langgestreckten Zellen, da diese infolge ihrer Zwangslage nicht aktiv wirksam sein könnten. Sie sind nötig infolge der Blattgröße, nehmen aber nur insofern Anteil an der Bewegungsmechanik, als sie dem Gelenk die nötige Festigkeit geben und durch ihre Kompression die Verkürzung der Unterseite vergrößern. Die Bedeutung der Spaltöffnungen auf der Unterseite ist ihm nicht klar geworden.

Das Resultat, zu dem Möbius gelangt, ist die Annahme, „daß die heliotropischen Krümmungen vornehmlich in dem unteren Teile des Gelenkpolsters ausgeführt werden, daß die anfangs nur durch den Turgor bewirkte Krümmung durch Wachstum (d. h. Einlagerung fester Teilchen in die gedehnten Membranen) fixiert wird, daß aber der obere Teil des Gelenkes, besonders die Basis der Mittelrippe, bis wohin sich das Wassergewebe auf der Unterseite zieht, noch länger beweglich bleibt, und daß besonders an diesem Teil die nyktitropischen Bewegungen stattfinden“.

Eigene Untersuchungen.

Bevor ich an die eigentliche Untersuchung herantreten konnte, galt es das Verhalten der Blätter selbst kennen zu lernen. Es ist dies aber nicht gar so einfach, weil die Marantaceen sehr empfindlich, aber auch langsam auf äußere Einflüsse, Licht, Wärme, Feuchtigkeitsgehalt der Luft usw. reagieren, und nicht selten einzelne Blätter ihren eigenen Weg gehen. Das trifft natürlich um so mehr zu, sobald das Experiment einsetzt und die Anzahl der zu beachtenden Faktoren oft wesentlich

---

1) Debski's Arbeit ist in polnischer Sprache erschienen. In deutscher Sprache erschien nur ein von ihm verfaßtes Referat. Der polnische Text wurde bisher nicht berücksichtigt; der deutsche Abriß läßt jedoch, wie auch Schwendener bemerkt, manches im Dunklen. Durch die Liebenswürdigkeit meines Herrn Kollegen Strazewski in München, der mir den physiologischen Teil übersetzt hat, war es mir möglich, auch den polnischen Text zu beachten.

erhöht, so daß mitunter ganze Versuchsreihen einander widersprechen. Das Ideal wäre natürlich, die Pflanze in ihrer Heimat zu untersuchen oder wenigstens nachzuprüfen.

Zu meinen Versuchen verwandte ich in München hauptsächlich: Ctenanthe setosa Eichl., Calathea Lietzei, E. Morr., Maranta arundinacea Linn., Maranta Lindeni E. Morr., doch wurde auch Ctenanthe Steudneri Eichl., Calathea flavescens Lindl. und Calathea Backemiana E. Morr. zum Vergleich herangezogen. In Jena stellte ich die Versuche meist mit Calathea Oppenheimiana E. Morr., Ctenanthe setosa Eichl., Maranta Guyana hort. Ber., Maranta bicolor Ker., Maranta Kerchoveana (leuconeura) E. Morr. an.

Am schönsten waren die Bewegungen in einem Gewächshaus zu beobachten, dessen Luft nicht allzu feucht war. Das Aquarium erwies sich trotz seiner hohen Temperatur als nicht so günstig, die Bewegungen wurden zwar ausgeführt, doch waren die Winkel, um die sich die Blätter bogen, kleiner.

Normale Bewegungen zeigen nur vollständig entwickelte Blätter, d. h. solche, die bereits die reguläre grüne Farbe angenommen haben. Erst dann werden Bewegungen ausgeführt. Auch die alten Blätter reagieren nicht mehr; bei ihnen ist ja das mechanische Gewebe des Gelenkes verholzt, so daß eine Krümmung sehr erschwert ist. Die Pflanzen sind durchweg beherrscht von dem Streben, möglichst viel Licht zu sammeln mit Ausnahme der heißen Mittagsstunden im Sommer, wo die Blätter die Parallelstellung einnehmen.

Bei Sonnenaufgang sind die Spreiten und Gelenke einer freistehenden Pflanze aufgerichtet, die Gelenke in der Regel gerade, die Oberseite der Spreite zeigt nach Osten. Die Blätter folgen der Drehung der Sonne in Profilstellung, indem sie gleichzeitig eine Biegung zur Blattstielachse ausführen. Nach Eintritt der Dunkelheit wird die Krümmung wieder rückgängig gemacht, indem die Blätter allmählich in die Morgenstellung übergehen. Bei Calathea Lietzei konnte ich mehrfach beobachten, daß die Gelenke infolge der Tagesbewegungen gewundene Formen annahmen, diese aber bis zum Morgen in gerade übergingen. Der Verlauf einer Tagesperiode wird gut veranschaulicht durch die Kurve, die Baranetzki erhielt, als er 1899 zur Probe seines Registrierapparates einige Versuche mit Maranta arundinacea anstellte; sie ist in Fig. 5 wiedergegeben.

Die geotropischen Krümmungen zeigen nichts Beachtenswertes. Sie werden am einfachsten erzielt durch Umlegen einer Pflanze, wobei aber die einzelnen Blattstiele fixiert werden müssen, um eine Krümmung

im Gelenk zu erhalten. Wird dies unterlassen, so richten sich die Blätter nicht im Gelenk, sondern in der Basis des Stieles auf. Auf diese Weise gelang es auch dort Krümmungen zu erzielen, wo bis dahin keine beobachtet worden waren, z. B. bei Calathea pacifica.

Die heliotropischen Krümmungen sind ebenfalls leicht zu erzielen. Mit der Zeit stellte es sich heraus, daß sie am besten zu erhalten sind, wenn die Blätter vor einer schwarzen Wand oder dunklen Mauer aufgestellt und mit der Rückseite dem Lichte zugewendet werden. Sie biegen sich dann im Laufe eines Tages so, daß die Blätter, die am Morgen mit dem Stiel einen Winkel von 180° bildeten, am Abend nur mehr einen solchen von 20—30° aufweisen. Später wurden jedoch die Versuche, bei denen heliotropische Krümmungen erzielt werden sollten, zur größeren

Fig. 5.

Genauigkeit in der heliotropischen Kammer ausgeführt und die bis dahin gemachten dort wiederholt. Abgesehen davon, daß die einzelnen Spezies verschieden empfindlich und verschieden stark auf die Reize reagieren (Ctenanthe setosa, Calathea Oppenheimiana, Maranta Kerchoveana z. B. reagieren sehr gut, Maranta Guyana, Maranta arundinacea weniger gut, schlecht Calathea pacifica), ist die Größe des Winkels, in dem sich die Blätter bewegen, von allerlei Faktoren abhängig. Wie schon erwähnt, spielt der Feuchtigkeitsgrad eine große Rolle. Ferner muß man beachten, ob eine Pflanze frei steht, oder vor einer Mauer, zwischen anderen Gewächsen usw. Je nach dem Standort ändert sich auch der Grad, um den die Winkel während der Nacht rückgängig gemacht werden; nur bei ganz freistehenden Pflanzen wird er gänzlich ausgeglichen. Die anderen

Stöcke nähern sich einer Optimalstellung, von der aus allzu große Bewegungen zur Erreichung des günstigsten Lichtes vermieden werden. Bringt man ein Blatt, das eine solche Stellung erworben hat, in eine andere Lage, oder unter andere Bedingungen, etwa in ein anderes Gewächshaus, so führt es wieder stärkere Bewegungen aus, bis es von neuem die Optimalstellung gefunden hat.

Epinastische Bewegungen wurden ebenfalls beobachtet. Wurden die Blätter in die Dunkelkammer gebracht und die Stiele dort in horizontaler Lage fixiert, so traten häufig starke Krümmungen auf, indem sich die Rückseite dem Stiel zudrehte, unbeachtet der Richtung der Schwerkraft. In zahlreichen Fällen blieb jedoch diese Krümmung aus oder sie folgte der Schwerkraft, so daß im ganzen hier kein deutliches Bild zutage trat. Erfolgreicher waren die Versuche auf dem Klinostaten, wo sich stets Krümmungen zeigten. In einigen Fällen (Ctenanthe setosa) konnte ich solche von 180° (in einem Falle etwas mehr) erzielen. Es war hierbei ganz gleich, in welcher Lage die Blätter rotiert wurden, ob die Blattstielachse wagerecht, senkrecht oder in Winkeln zur Klinostatenachse stand. Die Versuche wurden (in München) im Laboratorium und (in Jena) in einem nach Osten gelegenen Zimmer ausgeführt, da aus leicht begreiflichen Gründen der Klinostat nicht für längere Zeit im Gewächshaus aufgestellt werden kann. Um jedoch dem Einwand, es könnten das Leuchtgas und besonders die darin enthaltenen Kohlenoxydgase bei der Krümmung mitgespielt haben, zu begegnen, wurde eine Anzahl von Kontrollversuchen im Gewächshaus (Jena) angestellt, die die im Laboratorium erzielten Ergebnisse bestätigten. Das Resultat war stets das gleiche. Diese epinastischen Krümmungen (um solche handelt es sich zweifellos) scheinen mir insofern interessant zu sein, als sie in dieser Stärke bisher meines Wissens nicht beobachtet worden sind. Auch Kniep führt in seiner Arbeit über die Bewegung der Laubblätter und die Frage der Epinastie nur weit geringere Krümmungen an.

Nachdem ich nun durch diese einleitenden Versuche festgestellt hatte, welcher Art Krümmungen die Marantaceen ausführen und wie sie zu erzielen sind, kam es mir vor allem darauf an zu untersuchen, ob bei diesen starken Krümmungserscheinungen keine bemerkenswerten Verlängerungen zustande kommen. Debski hatte schon Versuche in dieser Hinsicht gemacht; er betont, daß er auch nach Ablauf eines Monates keine Verlängerungen, auch nicht nach Krümmungen, habe konstatieren können. Und selbst wenn eine ganz geringe Verlängerung eingetreten ist, so sei sie doch wieder geschwunden. Auch meine eigenen

Messungen führten zu dem gleichen Resultat: es zeigte sich nie eine beachtenswerte Verlängerung der krümmungsfähigen Strecke. Nur in einem Falle (Ctenanthe setosa) konnte ich 1 mm Verlängerung feststellen an einem Gelenke, das mehrere Tage in der Dunkelkammer gestanden und dort eine starke Krümmung ausgeführt hatte. Die Messungen versuchte ich erst mit dem Horizontalmikroskop auszuführen. Da sich aber dieses bei den gekrümmten Gelenken schlecht anwenden ließ, machte ich es später so, daß ich die beiden äußersten Punkte, zwischen denen die Krümmung stattfinden mußte, durch ganz dünne Insektennadeln bezeichnete und den Abstand mittels eines dünnen Silberdrahtes maß. Um zu verhindern, daß bei der Messung am Abend Fehler eintraten, wurde seine Lage durch Nadeln festgelegt. Natürlich wurde vorher konstatiert, daß die Nadeln in einer Zeit, wie sie der Versuch erforderte, keinen schädigenden Einfluß ausübten.

Während die Gelenke auf der Oberseite keine Verlängerung zeigen, läßt sich (bei Ctenanthe setosa) auf der Unterseite eine Verkürzung (um einige (2—3) Millimeter) messen.

Um die Größenzunahme ganz genau verfolgen zu können und etwa auftretende Schwankungen nicht zu übersehen, verwandte ich Pfeffer's Auxonometer. Seine Anwendung hatte jedoch zwei Schwierigkeiten. Einmal darf man doch im feuchten Gewächshaus keinen Faden anwenden; deshalb benutzte ich Silberdraht von 0,1 mm Dicke. Er litt nicht unter den wechselnden Feuchtigkeitsverhältnissen, seine Ausdehnung kam bei den geringen Wärmeschwankungen im Treibhause und seines geringen Querschnittes wegen gar nicht in Betracht. Die Hauptschwierigkeit lag darin, daß der Apparat zu Wachstumsbestimmungen konstruiert ist, die in senkrechter Richtung erfolgen. Deshalb verfuhr ich wie folgt: Ich steckte das Blatt durch einen Kork in ein Kölbchen, so daß der Kork mit dem unteren Rande des Gelenkes abschnitt. An derselben Stelle wurde auf der Oberseite des Gelenkes ein kleines Häkchen befestigt, durch das der Draht fest an dem Gelenk gehalten wurde. Der Draht wurde etwa in der Mitte der Lamina, wo das Wassergewebe sein Ende erreicht, mittels einer dünnen Nadel befestigt und gleichfalls mit Nadeln in seiner Lage des Gelenkes festgehalten (Fig. 6). Ferner ist der Draht um das Rad *R* gelgt, wodurch der Winkel des Rades in *W* geringer wird und somit die Knickung des Drahtes nicht störend wirkt. Endlich ist am Schreibhebel ein kleines Gewicht *G* als Gegengewicht gegen den langen Draht angebracht.

Unter solchen Umständen kann der Schreibhebel nur eine Verlängerung des Gelenkes registrieren, eine Krümmung des Blattes allein

kann keinen Zug auf den Draht ausüben; ein seitliches Ausbiegen des Blattes ist normalerweise ausgeschlossen und hätte, selbst wenn der

Fig. 6.

Fall eintreten sollte, keine Bedeutung, da doch der Meßdraht durch di Nadeln in seiner Lage fixiert gehalten wurde.

Mit diesem Apparat habe ich eine Anzahl von Versuchen gemacht ınd habe damit regelmäßig eine Kurve erzielt, die der in Fig. 7 dar- ;estellten sehr ähnlich war.

Diese zeigt die Bewegung eines Blattes, das am 22. Oktober 1911 ine Krümmung von 90° ausführte, die am Abend auf etwa 40° zurück- ;ing. Am folgenden Tage wiederholte sich die Bewegung. Die Kurve eigt also zu Anfang eine ganz minimale Ausdehnung an, die aber mit der 3iegung des Blattes nicht zunimmt und nicht als Wachstum aufgefaßt verden darf, denn es geht oft auch diese wieder zurück.

Man sieht also, daß Wachstum als Krümmungsursache nicht in 3etracht kommt. Diese geringe Ausdehnung kann aber, wie eine einfache Jberlegung schon sagt, keine Rolle bei der Krümmung des Gelenkes

Fig. 7.

ɔielen. Wie auch Debski zeigt, wären ganz andere Zunahmen zu er- arten, wenn es sich um Wachstumsvorgänge handelte. Nehmen wir B. an die Länge der krümmungsfähigen Zone betrage bei einer tenanthe setosa 15 cm, der Durchmesser des Gelenks 3 mm und das latt krümme sich gleichmäßig, ohne daß sich die Unterseite verlängert n der Tat verkürzt sie sich etwas), so ergäbe sich für die Oberseite bei nem Winkel von 90° eine Längenzunahme von 3½ mm, bei einer rümmung von 180° 9 mm. Das sind Zahlen, die man mit der größten eobachteten Zunahme von 1 mm nicht vergleichen kann.

Aus diesen Tatsachen bleibt also nur der eine Schluß, die Blatt- rümmungen sind keine Wachstumsvorgänge, sie können nur auf Ände- ıngen des Turgor beruhen.

So lautete die Folgerung des indirekten Beweises. Doch da fragt es sich, sollte es nicht möglich sein, auf direktem Wege zu demselben Ziel zu gelangen?

Doch ehe ich an die Beantwortung dieser Frage herantreten konnte, galt es erst, einige Punkte festzulegen. Vor allen Dingen war es notwendig zu wissen, ob Gelenk oder Lamina und welche Zellen denn eigentlich für die Krümmung verantwortlich zu machen seien.

Zu diesem Zweck verdunkelte ich zunächst einmal das Gelenk mit allerhand Mitteln. Die Schwärzung mit Tusche ergab keine wesentlichen Resultate; ab und zu blieb die Krümmung etwas derjenigen normaler Blätter zurück, aber im ganzen wurde die Bewegung nicht aufgehalten. Eine bedeutend stärkere Störung war zu sehen, wenn Papierstreifen um das Gelenk gewickelt waren. Ein glattes Resultat ergab sich aber erst mit Staniol: nun trat die Krümmung nicht mehr im Gelenk, sondern in der Spreite ein, auch bei den Spezies, die gewöhnlich ihre Krümmungen in dem Gelenk ausführen.

Eine Reihe von Versuchen, das Verhalten des Gelenkes so zu bestimmen, daß die Lamina in verschiedenem Sinne umgelegt oder eingerollt wurde, führte zu keinem einheitlichen Resultat; in vielen Fällen trat eine mehr oder weniger große Störung ein; manchmal jedoch wa davon nichts zu bemerken (Maranta arundinacea). Daneben aber zeigt wieder eine Reihe von Blättern normales Verhalten. Darnach schien e also, als ob zwar die Lamina das reizempfängliche Organ sei, daß abe das Gelenk nicht „verdunkelt werden dürfe, wenn es an der Krümmun teilnehmen soll.

Da mir aber diese Versuche nicht eindeutig genug erschienen un die Mittel zur Verdunkelung sich infolge späterer Erfahrungen als un zulässig erwiesen, wiederholte ich die Versuche in folgender Art: ich bracht die Blätter in einen Kasten, der auf fünf Seiten verdunkelt wurde. Durc eine horizontale Querwand war er in zwei Teile zerlegt. In diese Quer wand wurden Schlitze geschnitten, durch die die zu untersuchende Blätter so gestellt wurden, daß das Gelenk unter, die Spreite über di Querwand kam. Der offene Teil des Schlitzes, der übrigens so bemesse war, daß er den Bewegungen keinen Widerstand entgegenstellte, wurde dann mit schwarzer Watte leicht verstopft. Nun konnte ich nach Be lieben das Gelenk oder die Lamina beleuchten, indem ich auf der offene Seite bald die obere, bald die untere Hälfte verdunkelte.

Die Versuche wurden mit Blättern ausgeführt, die bereits eine Tag im Dunkeln gestanden hatten. Dort wurde auch der Kasten b rotem Licht hergerichtet und dann ins Gewächshaus übertragen. Ve

suche, künstliches Licht zu verwenden, hatten zwar auch Erfolg, aber einmal reagieren die Pflanzen nur sehr langsam und dann ist man auf das Zimmer angewiesen, wo die Temperatur und die Feuchtigkeitsverhältnisse den Anforderungen der Marantaceen nicht genügend entsprechen.

Die Ergebnisse waren im wesentlichen dieselben wie die auf andere Weise gewonnenen: die Beleuchtung des Gelenkes genügt nicht, das Blatt zu einer Krümmung anzuregen, es ist vielmehr die Spreite, in der die Perzeption des Lichtreizes und der Anstoß zur Krümmung vor sich geht. Aber die Krümmung setzt sich auch auf das Gelenk fort, wenn dieses verdunkelt ist.

Die weitere Frage lautet nun: in welchen Zellen wird die aktive Krümmung bewirkt?

Zunächst liegt natürlich der Gedanke nahe, daß die Wassergewebszellen die eigentlich wirksamen seien, aber schon Debski und Schwendener haben darauf hingewiesen, daß es die Parenchymzellen sind, die unter diesen liegen. Sie schreiben den Wassergewebezellen auch eine große, aber mehr passive Rolle zu. Auch ich neige zu der Ansicht; vielleicht beteiligen sie sich auch insofern aktiv, als sie als optische Apparate, etwa Lichtfänge, dienen. Es ist mir auch aufgefallen, daß die Oberseite des Gelenkes stets behaart oder dunkler gefärbt ist. Wäre das vielleicht in Einklang damit zu bringen?

Schwendener stützt seine Meinung über das Wesen und die Bedeutung der Parenchymzellen auf Versuche, bei denen er das Parenchymgewebe durch Ausbohren entfernt hatte und wonach sich keine Krümmung mehr gezeigt hatte. Aber es erscheint mir fraglich, ob solche Eingriffe statthaft sind, wenn man zu einem sicheren Resultat gelangen will. Dasselbe gilt von den Versuchen (die ich auch ausführte), wobei das ganze Wassergewebe entfernt wurde. Auch in diesen Fällen bleibt eine echte Krümmung aus, wenn auch durch den Druck der Lamina eine Verbiegung zustande kommt.

Ich beschränkte mich deshalb darauf, das Wassergewebe durch Quer- und Längsschnitte unbrauchbar zu machen. Auf diese Weise erhielt ich die in der Regel deutliche, echte Krümmungen, die sich von den normalen nur dadurch unterscheiden, das der Übergang in die Schlafstellung langsamer vonstatten ging; ein Umstand, der in der verminderten mechanischen Festigkeit des Gelenkes ausreichende Erklärung findet.

Debski und Schwendener machten ähnliche Versuche. Da aber Debski ganze Partien des Wassergewebes entfernte, wird gegen ihn auch geltend zu machen sein, daß die Eingriffe zu groß waren. Schwen-

dener führt seine Versuche, wie er sagt, „selbstverständlich jedesmal in nahezu dampfgesättigter Luft aus". Doch das ist auch nicht statthaft, wie Erörterungen an späterer Stelle ergeben werden.

Aus diesen Versuchen geht also hervor, daß die Wassergewebezellen nicht unbedingt notwendig, wenn auch eine gute Mithilfe bei der Ausführung der Bewegungen sind. So bleibt also nur mehr die Annahme, daß es die Zone der Parenchymzellen ist, die auf das Wassergewebe folgt.

Es wäre nun natürlich von höchstem Interesse gewesen, an diesen Zellen direkte Beobachtungen auszuführen, die die Krümmungen restlos erklären. Daß sie sich verbreitern, so daß die Interzellularräume zwischen den Gefäßbündeln zusammengedrückt werden, ist schon eingangs erwähnt worden. Wie steht es aber mit dem osmotischen Druck?

Bei den Versuchen, diesen genau zu bestimmen, stellten sich besondere Schwierigkeiten ein, da die Beobachtung der Plasmolyse bei den Marantaceen nicht leicht ist. Verhältnismäßig günstig liegen die Verhältnisse bei Calathea Lietzei; bei Ctenanthe setosa war alle Mühe vergeblich.

Von der Verwendung der Lebendfärbung zur besseren Beobachtung der Plasmolyse sah ich ab, weil ich befürchtete, daß bei der Giftwirkung der Farbstoffe, die auch Eosin und Methylenblau in verdünnten Lösungen nicht abzusprechen ist, doch keine unantastbaren Resultate herauskommen können.

Kerstan, der den Turgordruck in den Geweben unter dem Einfluß des geotropischen und heliotropischen Reizes studiert hat, hat auch Calathea Lietzei untersucht und betont dort die Unmöglichkeit, die Plasmolyse in den Wasserzellen zu sehen, da der Inhalt infolge der einwirkenden Lösung in einzelne Teile zerfiele.

Nach meinen Befunden liegt die kritische Konzentration des plasmolysierenden Kalisalpeters bei 4%. Diese Zahl steht in stärkstem Gegensatz zu Debski's Befunden, der angibt, daß bei in Ruhe befindlichen Gelenken die Plasmolyse in den Zellen zwischen den Gefäßbündeln bei 15%, bei den Zellen außerhalb derselben bei 16% eintritt und daß bei gebogenen Gelenkteilen sich die Werte auf 17 und 20% erhöhen. Daß ein Unterschied zwischen den Parenchymzellen innerhalb und außerhalb der Gefäßbündel besteht, habe ich auch bemerkt, weil man bei ersteren die Plasmolyse viel schneller und deutlicher eintreten sieht, als bei letzteren. Aber die Zahlenwerte Debski's sind gegenüber den meinen so hoch, daß sie nicht miteinander verglichen werden können. Ich kann mir diese Unterschiede nur so erklären, daß bis zum Eintritt der Plasmo-

lyse eine geraume Zeit vergeht (½—¾ Stunden), und daß Debski diesen Umstand außer acht gelassen hat.

Auch schreibt Kerstan, daß er die plasmolytischen Befunde Debski's niemals bestätigen konnte. Doch fehlt bei ihm jede Angabe über die Höhe der Salpeterkonzentration, die er zur Einleitung der Plasmolyse benötigte. Er gibt nur an, daß er auf der Konvexseite eine Turgorzunahme von 0,5—1% gemessen habe, während doch Debski auf der Konkavseite eine solche festgestellt haben will.

Wenn also, so schloß ich weiter, osmotische Vorgänge die Krümmung bewirken, so muß es möglich sein, die Krümmungen wieder rückgängig zu machen. In der Tat ist dies leicht möglich, wenn man eine Salzlösung von geeigneter Konzentration wählt; aber diese ist nicht einmal nötig, schon wenn die Blätter in Wasser gelegt werden, geht die Krümmung zurück. Allerdings viel langsamer, als in plasmolysierender Lösung. Ferner muß dabei die Wärme des Wassers berücksichtigt werden; während man in kaltem Wasser mehr als einen Tag warten muß, gelingt es in warmem Wasser (ca. 30°) manchmal schon in mehreren Stunden.

Möbius ist zwar der Meinung, daß es nicht zur Aufhebung der Krümmungen genügt, ein Blatt ins Wasser zu legen, er habe keine Änderungen an Blättern gesehen, die die ganze Nacht im Wasser gelegen hatten. Das mag sein, aber ich glaube, daß andere Resultate zutage getreten wären, wenn bei den Versuchen die Temperatur eingehender berücksichtigt worden wäre und nicht etwa Blätter genommen werden, die wegen starker Verholzung überhaupt keine Krümmung mehr auszuführen imstande sind. Ich wandte diese Methode später oft an, wenn ich die Krümmungen eines Blattes wieder rückgängig machen wollte. Die Blätter verloren ihre Reaktionsfähigkeit durch das Liegen im Wasser nicht, und ich habe oft an Blättern, die 8 Tage im Wasser gelegen hatten, durchaus normale Bewegungen beobachten können.

Die Beobachtungen von Möbius, „daß sich die Krümmungen in den meisten Fällen in derselben Weise erhalten hatten, wenn die Pflanze 12 Stunden oder länger in einen dunklen Raum gestellt worden waren und daß die Krümmungen tagelang dieselben blieben, oder sich nur allmählich veränderten, wenn die Pflanze so gedreht worden war, daß die vorher dem Fenster zugewandte Seite jetzt von dieser abgewendet war", scheinen mir aber den Schluß, daß die heliotropischen Krümmungen durch Wachstum fixiert werden, nicht genügend zu begründen.

Einmal fragt es sich, ob der dunkle Raum überhaupt zur Ausführung einer Krümmung geeignet war. Es ist zu beachten, daß die Blätter im Dunklen sehr häufig Störungen zeigen, sei es nun, daß anormale

Bewegungen eingeleitet oder normale ausgeschaltet werden. Endlich lassen sich Krümmungen, die im dunklen Raum nicht wieder rückgängig gemacht werden konnten, dadurch beseitigen, daß man die Blätter einige Zeit in warmes Wasser legt.

Wie nun die Vorgänge bei der Bewegung im einzelnen vor sich gehen, will ich nicht entscheiden. Dazu ist meines Ermessens nur ein Physiologe mit größerer Erfahrung berechtigt.

Das eine scheint mir jedoch ganz sicher zu stehen, daß Debski und Schwendener in der Anschauung Recht haben, daß es sich bei der Blattbewegung der Marantaceen um reine Turgorschwankungen handelt, die etwa in der Art eintreten, wie sie Lepeschkin beschrieben hat.

So sehr auch die äußeren Erscheinungen, wie die deutliche Verkürzung der Gelenkunterschiede und die nicht zu messende Längenzunahme der Oberseite für Debski's Ansicht sprechen, daß die Krümmungen durch eine aktive Verkürzung der Unterseite hervorgebracht werden, so möchte ich doch an deren Richtigkeit zweifeln. Wohl findet sich auch bei Kohls Mechanik der Reizkrümmungen der Gedanke ausgesprochen, daß die Krümmungserscheinungen auf einer aktiven Verkürzung der Konkavseite zurückzuführen seien, aber diese Ansicht hat in der Folgezeit viel Kritik erfahren. Noll bemerkt dazu, daß Kohl damit eine Ansicht aufgestellt habe, die vor ihm seines Wissens noch kein Botaniker ernsthaft in Erwägung gezogen hat. Auch Pfeffer wendet sich gegen Kohl's Ansicht, ebenso Kerstan. Endlich konnte ich in der neueren Literatur nirgends mehr eine ähnliche Ansicht vertreten finden.

Die Bedeutung der Spaltöffnungen auf der Unterseite des Gelenkes.

Nachdem ich also festgestellt habe, daß die Bewegungserscheinungen bei den Marantaceen-Blättern auf Turgorschwankungen beruhen, reizte mich die Frage nach der Bedeutung der Spaltöffnungen, die so zahlreich auf der Unterseite des Gelenkes vorhanden sind.

Bei der Untersuchung des Ortes der Reizperzeption hatte ich bereits einige Tatsachen beobachtet, die mich auf eine besondere Bedeutung der Gelenkunterseite hinwiesen. Es war mir aufgefallen, daß allerhand Eingriffe nur dann von Wirkung waren, wenn ich die Unterseite des Gelenkes dazu verwandte. Ferner war es mir nicht entgangen, daß mehrere Methoden, die ich zur Erforschung derselben Sache anwandte zu verschiedenen Resultaten führten. Nahm ich z. B. zur Verdunkelung Tusche, so zeigte die Krümmung weit weniger Störungen, als wenn etwa schwarzes Papier oder Stanniol zur Verwendung kam. Die Ursache

konnte unmöglich in größerer Festigkeit des Papieres oder des Stanniols liegen, da es in ganz schmalen Streifen, etwa dachziegelartig, um das Gelenk gewunden war. Die einzelnen Streifen konnten sich so gegeneinander verschieben und setzten der Blattbewegung kein Hindernis entgegen. Der Unterschied in der Wirkung der Tusche und des Papieres schien mir deshalb darin zu liegen, daß die Tusche dem Durchtreten der Gase und des Wasserdampfes weniger Widerstand entgegensetzt als Papier oder Stanniol. Es lag daher der Gedanke nahe, diesen Tatsachen näher zu treten. Auf Anraten des Herrn Dr. Renner verwandte ich zuerst Vaseline. Ich bestrich damit das Gelenk und die Mittelrippe, soweit das Wassergewebe reicht. Hierbei ergab sich das überraschende Resultat, daß nun die Blätter überhaupt keine Bewegungen mehr ausführten. Da ich erst an eine spezifische Wirkung der Vaseline glaubte, wiederholte ich die Versuche mit Kakaobutter, die ich in ganz dünner Schicht auf die Gelenkunterseite auftrug. Aber so oft ich auch den Versuch anstellte, das Resultat blieb stets dasselbe: Die Blätter rührten sich nimmer, die Bewegungen blieben aus. Auf diese Weise läßt sich auch die Stelle, in der die Krümmung eintritt, leicht verlegen und man kann Pflanzen, die normal ihre Krümmungen nur in der Lamina ausführen, dazu zwingen, nun das Gelenk dazu zu verwenden. Entfernt man das Fett, so treten wieder normale Krümmungen ein.

Anders war es jedoch, wenn die Blätter, die am Abend, wenn sie also eine starke Krümmung ausgeführt hatten, mit Kakaobutter bestrichen wurden. Dann konnte man häufig eine Geradestreckung des Gelenkes beobachten. Es scheint demnach, als ob die Blätter am Abend gewisse Spannungsunterschiede infolge des verschiedenen Druckes auf den antagonistischen Seiten des Gelenks hätten und daß diese auch ohne Wirkung der Spaltöffnungen ausgeglichen werden können, daß aber diese Spannungsdifferenzen gar nicht zustande kommen können, wenn die Funktion der Schließzellen ausgeschaltet wird.

Auch das Bestreichen der Blattunterseite mit Ausnahme der Mittelrippe ist mit einer Störung der Krümmung begleitet, wenngleich sie dadurch nicht ganz aufgehoben wird.

Worin mag nun dieses eigentümliche Verhalten begründet sein? Verschiedene Ursachen konnten hierbei in Betracht kommen. Entweder fehlte es infolge des Verschlusses der Spaltöffnungen an dem nötigen Sauerstoff oder es war die Transpiration zu sehr behindert; oder aber es könnte durch die Aufhebung der Assimilation die Ausführung der Bewegungen verhindert sein. Versuche, die Gelenke mit Chloroform zu behandeln, schlugen fehl, die Blätter starben in der Regel ab. So kam

ich auf die Idee, nasse Wattebauschstreifen auf die spaltöffnungsführenden Stellen zu binden. Dadurch war die Gasaufnahme nicht ganz verhindert, wohl aber die Wasserdampfabgabe. Hierbei stellte sich denn heraus, daß es sich in der Tat um die Transpiration handelte. Denn nun blieben die Bewegungen ebenso aus, so lange die Bäusche naß waren. Sobald sie eintrockneten, trat die Krümmung ein.

Gegen diese Versuche ließe sich nun einwenden, daß durch die nasse Watte nicht genügend Sauerstoff hindurchgehe und demnach die Transpirationsstörung doch nicht das wesentliche sei. Demgegenüber läßt sich aber ins Feld führen, daß die Versorgung mit Sauerstoff sicher leicht durch die Lamina erfolgen kann. Schon ein geringer Zug mit der Saugpumpe genügt, um einen ergiebigen Strom von Luft durch Blatt und Stiel zu saugen.

Vielleicht lassen sich hier auch die Versuche Schwendener's und Debski's anführen, denen es gelungen war, durch Eingipsen des Gelenkes dessen Bewegungsfähigkeit aufzuheben. Durch den Gips geht sicherlich Sauerstoff in genügender Menge hindurch, während der Wasserdampf erheblichen Widerstand darin findet.

Um aber sicher zu gehen, wurden die Versuche (in Jena) nun so ausgeführt, daß die Blätter in einen nach Möglichkeit dampfgesättigten Raum gebracht wurden. Dieser wurde so hergestellt, daß ein Untersatz aus einem mit seinen Rändern umgebogenen und verlöteten Zinkblech mehrere Zentimeter hoch mit Wasser gefüllt wurde. Über dieses wurde dann ein Glaskasten gestülpt. Durch eine kleine Gasflamme, die ständig unter dem Blech brannte, wurde die Temperatur des Wassers dauernd auf 25—30° gehalten, so daß es also stets etwas mehr als 10° wärmer war als die Zimmerluft. So steigen dauernd Dämpfe im Kasten auf, die sich an den kälteren Wänden verdichteten. Ferner stand das Innere des Glaskastens durch eine gebogene Glasröhre mit der Außenatmosphäre in Verbindung. Hier war es unzweifelhaft, daß genügend Sauerstoff vorhanden war, aber das Resultat blieb dasselbe. Die Blätter führten keine Bewegungen aus, während die Kontrollblätter, die daneben in einem anderen trockenen Glaskasten standen, Krümmungen bis zu 100° und mehr ausführten. In gekrümmtem Zustand in den Kasten gebrachte Blätter wurden nach kurzer Zeit gerade; erst wenn sie einige Zeit (ein bis mehrere Tage) in dem dampfgesättigten Raume verbracht hatten, zeigte sich hie und da eine geringe seitliche Ausbiegung am Gelenk, eine Krümmungsart, die wohl als pathologisch anzusehen ist, da eine solche sonst nicht zu beobachten war.

Zu diesen Versuchen seien einige Notizen aus dem Protokollbuch angeführt:

2. V. 12. Ein Blatt von Calathea Oppenheimiana wird 9 Uhr vormittags in den Kasten mit dampfgesättigter Luft gebracht. Die Rückseite des Blattes ist dem Lichte zugewendet. Innentemperatur 30°. Gelenk gerade. Es ändert sich nichts bis zum Abend.

Ein anderes Blatt wird mit gleicher Orientierung in einen daneben stehenden trockenen Kasten gestellt. Es führt bis um 4 Uhr nachmittags eine Krümmung von 100° aus. Daraufhin wird es in den feuchten Raum gebracht, wo es bis zum Abend wieder gerade wird.

4. V. 12. 10 Uhr vormittags werden drei Blätter mit je 90° Krümmungen in den feuchten Kasten gebracht. Ihre Gelenke werden bis zum Abend gerade. Doch zeigen sie eine kleine Biegung nach der Seite. 4 Uhr nachmittags wird ein Blatt mit geradem Gelenk, das seit dem 2. V. im feuchten Kasten gestanden hatte, in den trockenen übertragen. 8 Uhr abends zeigt sich eine Krümmung von 90°.

6. V. 12. Am Abend werden fünf Blätter, deren Krümmungen 90—100° betrugen, in den Dampfkasten gebracht. Die Temperatur sinkt infolge eines Versehens über Nacht auf etwa 15°. Am 7. V. 6 Uhr vormittags ist die Krümmung auf 80 und 90° zurückgegangen. 9 Uhr vormittags sind die Blätter zu 45° aufgestiegen (die Temperatur beträgt seit 7 Uhr 30°); 3 Uhr nachmittags ist die Krümmung auf wenige Grade zurückgegangen.

Denken wir nun an Schwendeners Versuche, der die Blätter, deren Gelenke er behandelt hatte, in fast dampfgesättigter Luft hielt, so ergibt sich nach meiner Ansicht ohne weiteres, daß sie nach den mitgeteilten Beobachtungen nicht mehr als beweisend gelten können.

Bis dahin ist nur von heliotropischen Versuchen die Rede gewesen; aber auch für andere Bewegungsarten haben die Befunde Gültigkeit. So für geotropische Krümmungen. Während die normalen, fixierten Blätter umgelegter Stöcke sich aufrichteten, blieben diejenigen, deren Spaltöffnungen mit Kakaobutter verschlossen waren, unverändert.

Fig. 8 zeigt die Abbildung einer so behandelten Pflanze (Calathea Oppenheimiana). Der Stock wurde am 3. V. 12 umgelegt; am 4. V. abends haben sich die normalen Blätter um 90 und mehr Grade zurückgebogen. Das Blatt *a*, bei dem die Unterseite des Gelenkes mit Kakaobutter bestrichen ist, ist gerade geblieben. Das Blatt *b*, dessen Blatt-

unterseite mit Ausnahme der Mittelrippe bestrichen ist, zeigt geringere Biegung als die normalen.

Zu einem interessanten Ergebnis führten die Versuche auf dem Klinostaten. Wurde das Blatt in horizontaler Lage gedreht und auf dem Gelenk und der Mittelrippe ein Wattebausch befestigt, der durch einen geeigneten Tropfapparat ständig naß gehalten wurde, so trat keine Krümmung auf. Wurde das Blatt in gleicher Lage im dampfgesättigtem Raum gedreht, indem die Achse des Klinostaten durch ein eigenes zu dem Zwecke gefertigtes Loch in der Wand des Dampfraumes gesteckt wurde, so trat ebenfalls keine Bewegung ein, oder die vorhandene Krümmung ging wieder zurück. Die Versuche wurden meist so ausgeführt, daß die Blätter durch Drehung um die horizontale Achse zu Krümmungen von etwa 90° veranlaßt und dann in den dampfgesättigten Raum gebracht wurden, wo sie weiter rotierten. Bald begann das Blattgelenk sich zu strecken. Nach Verlauf mehrerer Stunden war die Streckung beinahe vollendet und die Blätter krümmten sich nicht mehr, so lange sie in dem dampfgesättigten Raum gedreht wurden.

b a

Fig. 8.

Als Beispiel diene das Blatt einer Ctenanthe setosa. Nachdem es mit allen Kautelen abgeschnitten war, wurde es durch eine geeignete Vorrichtung am Klinostaten so befestigt, daß es sich um seine horizontale Achse drehte. Es wurde durch 3tägiges Drehen (18.—20. V. 12 abends 5 Uhr) zu einer Krümmung von 140° veranlaßt. Von 5 Uhr nachmittags ab ließ ich die Spreite in der alten Lage in dampfgesättigtem Raum weiter rotieren. Nach ½ Stunde war die Krümmung auf 70° zurückgegangen. Am folgenden Morgen (7 Uhr) betrug die Krümmung nur mehr 10°, um bis zum Abend 5 Uhr nahezu zu verschwinden. Um diese Zeit wurde das Blatt wieder in trockene Luft gebracht. 8 Uhr abend

betrug die Krümmung bereits wieder 45°, am nächsten Morgen 90° und am Abend wieder 135°. Nun wurde das Blatt entfernt. Seine Lebensfähigkeit hatte nicht nachgelassen.

Diese Entdeckung des engen Zusammenhanges zwischen Blattbewegung und Transpiration schien mir wichtig genug, um mich eingehender damit zu beschäftigen.

Es lag mir zunächst daran, festzustellen, ob diese Erfahrungen, die ich bei den Marantaceen gemacht hatte, auch bei anderen Pflanzen Gültigkeit haben. Indessen ergaben die Versuche kein einheitliches Resultat. Zum Teil halten die Pflanzen, die Variationsbewegungen ausführen, den Aufenthalt in dampfgesättigtem Raum nicht genügend lange aus, daß man aus ihrem Verhalten Schlüsse ziehen könnte. Das gilt für Trifolium und Phaseolus, die alsbald die Blättchen hängen ließen und zugrunde gingen. Oxalis ertrug es längere Zeit (in der Regel 3 Tage). Doch blieben die Bewegungen nicht aus, zeigten aber eine Abnahme der Reaktionsgeschwindigkeit. Ähnliche Resultate ergaben die Versuche mit Biophytum sensitivum. Auch hier ist die Geschwindigkeit der Bewegungen der Blättchen gestört, die Bewegungsfähigkeit nicht aufgehoben. Noch geringere Störungen erlitt Marsilia. Mit Mimosa pudica schlugen jedoch alle Versuche fehl, da die Pflanzen den Aufenthalt in der dampfgesättigten Luft auch nicht einen Tag ohne Schädigung aushalten. Auch Porliera hygrometica wurde zum Versuch herangezogen; über einen Seitensproß wurde eine Glasglocke, in der nasse Watte lag, gestülpt und so verschlossen, daß die Wasserdämpfe nicht entweichen konnten. Es trat aber keine Störung ein. Die Blättchen innerhalb und außerhalb der Glocke zeigten keine Unterschiede.

Von ganz besonderem Werte war es mir aber zu konstatieren, daß Begonia semperflorens sich gerade so verhält wie die Marantaceen. Wurden zwei Exemplare dieser Spezies nebeneinander gestellt, das eine in trockene, das andere in dampfgesättigte Luft, so zeigte sich, daß nur das in trockener Luft befindliche innerhalb 3—4 Tagen deutlichen Heliotropismus aufwies, indem die Spreiten Flankenstellung einnahmen.

Für so wenig abgeschlossen und vollständig ich meine Versuche auch halte, so glaube ich doch daraus folgern zu dürfen, daß die Bewegung von Pflanzenorganen in gewisser Beziehung zur Transpiration steht und (je nach ihrem Angepaßtsein) auf Störungen in dieser reagieren. Manche zeigen völligen Stillstand (Marantacae, Begonien), manche Störungen (Oxalis, Biophytum) und endlich gibt es solche, die auch in dampfgesättigter Luft sich normal verhalten (Marsilia).

Es wäre mir nun zum Vergleich sehr lieb gewesen, in der Literatur Angaben über Versuche zu finden, die über das Verhältnis der Pflanzenbewegungen zur Transpiration hätten Aufschluß geben können. Doch fand ich nichts, was dem entsprach.

Den Gedanken, daß die Blattbewegung, insbesondere die Variationsbewegung, mit der Transpiration zusammenhängt, hat Stahl bereits 1897 in seiner Abhandlung „Über den Pflanzenschlaf und verwandte Erscheinungen" ausgesprochen, ohne jedoch eingehendere Versuche über den Gegenstand angestellt zu haben. Stahl zeigt dort (pag. 87ff.) an dem Beispiel der Papilionaceen, daß die Möglichkeit der Blattbewegung für diese von Vorteil ist bei Pflanzen, die ihre Wasseraufnahme und -abgabe nicht durch Ausscheidung von Tropfen mittels Hydathoden regulieren können.

Auch E. Pantanelli hat an Porliera hygrometrica Versuche angestellt und gibt an, daß die Blättchen zu verschiedenen Tageszeiten ihre Öffnungsweite „in ragione inversa del valore igrometrico" änderten.

Eine merkwürdige Bestätigung meiner Ergebnisse fand ich in Arbeiten, die von ganz anderem Gesichtspunkt ausgegangen und auf völlig andere Ziele gerichtet waren, nämlich in denen über Lichtsinnesorgane von Haberlandt und seinen Gegnern. Die Versuche sind zwar nicht ganz gleich, aber das wesentliche, die Aufhebung der Transpiration, ist überall erreicht. Um seine Theorie zu erhärten, sucht Haberlandt nachzuweisen, daß die Aufhebung der Linsenfunktion in den Epidermiszellen vieler Blätter mit Variationsbewegung ihre Orientierungsfähigkeit sistiere. Zu dem Zwecke beobachtete er die Pflanze unter Wasser oder benetzte einzelne Blätter. Zunächst stellte er für Humulus lupulus, Begonia discolor, Ostrya vulgaris und Tropaeolum majus fest, daß sie unter Wasser keine Bewegungen ausführen. Ein Jahr später erschien nochmals eine Abhandlung über Begonia semperflorens, die „einen experimentellen Beweis für die Bedeutung der papillösen Laubblattepidermis als Lichtsinnesorgane" liefern sollte. Da ich ebenfalls mit dieser Pflanze gearbeitet hatte, sei sein Versuch etwas näher beschrieben. Er wurde so angestellt, daß die Stöcke in einen Kasten mit einseitiger Belichtung gebracht und zwei Blätter benetzt wurden, während die übrigen trocken blieben. Sein Resultat gibt Haberlandt wieder mit den Worten: „Während die Blätter mit unbenetzten Blattspreiten am 4. Tage nach Beginn des Versuches durch Drehungen bzw. Krümmungen ihrer Blattteile mehr oder minder vollständig in die neue fixe Lichtlage eingerückt waren, machten die beiden benetzten Blätter auch nicht den geringsten Versuch, in die transversalheliotropische Stellung bzw. günstigere Licht-

lage zu gelangen. Die Blattspreiten zeigten nach 4 Tagen noch dieselbe Lage wie vor Beginn des Versuches".

Von den gegnerischen Arbeiten war zunächst die von Gius von großem Interesse für mich. Er sucht Haberlandt zu zeigen, daß viele Pflanzen unter Wasser ihre Fähigkeit der Perzeption des Lichtreizes nicht verlören, obwohl dann die Wirkung der Haberlandt'schen Lichtsinnesorgane ausgeschaltet sei. Gius verwandte einmal Keimlinge von Vicia faba, Phalaris canariensis, Panicum milliaceum. Er stellte bei Vicia fest, daß zwar die Perzeption des Lichtes durch das Wasser nirgends aufgehoben wurde, daß aber die Krümmungen bei Vicia im Wasser gegenüber den in der Luft befindlichen bedeutend langsamer verliefen und daß bei Verdunklung rasch eine Aufrichtung der Keimlinge erfolgt. Etwas geringer waren die Störungen bei Phalaris; bei Panicum sind sie nicht nennenswert. Ferner untersucht Gius die Wirkung bei den heliotropischen Blattbewegungen von Heteranthera zosterifolia, Ludwigia Mullertii, Lysimachia nummularia, Ficus barbata und stiputala, Tradescantia viridis, Glechoma hederacea, Philodendron subovatum, Monstera deliciosa.

Ludwigia, Lysimachia, Ficus stipulata, Glechoma hederacea, und Monstera deliciosa reagierten gut, bei Ficus barbata und Philodendron war eine mehr oder minder große Störung zu konstatieren, bei Tradescantia ist das Resultat unsicher und bei Heteranthera erfolgt keine Krümmung im Blatt, sondern im Sproß. Endlich hat Gius die Haberlandt'schen Versuche mit Humulus lupulus, Begonia discolor, Ostrya vulgaris, Tropaeolum majus wiederholt und gefunden, daß bei ihnen in der Tat keine Krümmung eintritt. Zu diesen kann ich auf Grund eigener Wasserversuche die Marantaceen hinzufügen.

Ungefähr gleichzeitig mit Gius' Arbeit erschienen die Arbeiten von Kniep, Nordhausen und Albrecht. Sie verwandten im Gegensatz zu Gius außer Wasser noch andere Mittel, um die Papillenwirkung aufzuheben: Öl (Kniep), Gelatine (Nordhausen), Seidenpapier (Albrecht und Kniep). Ihre Resultate laufen entsprechend denen von Gius darauf hinaus, daß sie die Notwendigkeit der Annahme von „Lichtsinnesorganen" in Abrede stellen. Ein näheres Eingehen auf ihre Versuche ist nicht nötig, weil sie für meine Frage nach der Transpiration kaum in Betracht kommen, da diese drei Forscher ausschließlich die Blattoberseite mit den genannten Mitteln behandelten und so die Transpiration nicht wesentlich schädigten.

Überlegt man sich nun die Ergebnisse Haberlandt's und seiner Gegner, sowie die meinen, so wird man zugeben müssen, daß Haber-

land's Deutung, daß die Aufhebung der Bewegung durch Benetzung und Untertauchen unter Wasser auf die Aufhebung der Papillenwirkung als Lichtsinnesorgane beruhe, sicher nicht die einzige zulässige ist; zumal wenn man bedenkt, daß dazu schon der Aufenthalt in dampfgesättigtem Raum genügt, wo doch die Linsenfunktion der Epidermiszellen nicht aufgehoben wird. Kann ich da nicht mit demselben Rechte folgern, daß die Aufhebung der Transpiration der eigentliche wirksame Faktor bei der Unterdrückung der Blattbewegung gewesen ist? So wenig ich meinen Schluß für unbedingt richtig und völlig bewiesen halte, so darf ich doch diese Folgerung daraus ziehen, daß in Versuchen der Haberlandt'schen Art erst dann ein sicherer Schluß möglich ist, wenn vorher für die in Anwendung kommende Pflanze festgestellt ist, daß sie auch unbeachtet der Transpirationsverhältnisse normale Bewegungen ausführen kann.

Ferner möchte ich zu bedenken geben, ob es statthaft ist, zur Verdunkelung eines Organes ohne weiteres ein Mittel anzuwenden, das gleichzeitig die Transpiration aufhebt. Solche Mittel sind aber Stanniol, Papier, Lederstrümpfe, verklebte Glasröhren, wie sie bei den Versuchen Haberlandt's und seiner Gegner in Anwendung kamen. Ist es nicht gut möglich, daß die Tatsache, die Haberlandt und Kniep konstatieren, daß nämlich die Neigung der Blätter, deren Stiel „verdunkelt" ist, nicht oder nur selten bis zur Transversalstellung fortschreitet und daß dazu die Beleuchtung des Stieles erforderlich ist, in einem Fehler der Verdunkelungsmethode liegt?

Haberlandt hat auch zwei Marantaceen zu seinen Versuchen verwendet, Maranta bicolor Ker.[1]) und Maranta Kerchoveana Morren. Da ich mich einmal so eingehend mit der Theorie der Lichtsinnesorgane hatte beschäftigen müssen, beschloß ich mich mit Maranta Kerchoveana näher zu befassen und dort die Notwendigkeit der Ocellenwirkung zu studieren.

---

1) Haberlandt muß unter Maranta bicolor eine andere Spezies im Auge gehabt haben als die, welche ich unter diesem Namen in den botanischen Gärten von Jena und Dahlem-Berlin kennen gelernt habe. Denn er schreibt von ihr, daß sie „zu beiden Seiten der Mittelrippe zwischen den stärkeren Seitennerven je eine Reihe roter Flecken mit Sammetglanz haben, die an älteren Blättern allmählich verblassen und lebhaft grün werden". Diese Beschreibung trifft nur für Maranta Kerchoveana oder zebrina zu. Die mir bekannte bicolor hat keinen Sammetglanz und keine roten Flecken, sondern ist dunkelgrün und hat zu beiden Seiten der Mittelrippe ein breites Silberband, das auf Reflexion des Lichtes in den Interzellularen begründet ist.

Maranta Kerchoveana hat zu beiden Seiten der Mittelrippe mehrere sammetartige dunkelrote Flecke, die später grün werden; die über diesen liegenden Epidermiszellen tragen Papillen. Haberlandt hat festgestellt, daß Blätter, „deren Gelenke mit schwarzen Papierschirmen oder Stanniolumhüllung verdunkelt waren, in der heliotropischen Kammer die fixe Lichtlage nicht vollkommen einnahmen, wenn sie auch nach einer Reihe von Tagen eine günstigere Lichtstellung zeigten als zu Beginn". Nach meinen Versuchen ist dies leicht zu verstehen. Hätte Haberlandt den ganzen krümmungsfähigen Teil der Mittelrippe mit Stanniol bedeckt, so würde er wahrscheinlich noch geringere Wirkung erzielt haben.

Ich führte meine Versuche in der Art aus, daß ich die papillösen Flecke mit einer dicken Lage selbst angeriebener, unschädlicher chinesischer Tusche bestrich. Nach Haberlandt's Theorie wäre nun eine geringere Wirkung zu erwarten gewesen, da doch das Licht durch die geschwärzten Wände der Epidermiszellen aufgehalten wurde. Aber es ergab sich die überraschende Tatsache, daß die so behandelten Blätter viel stärker reagierten als die normalen. Sie gingen (die Versuche wurden in der ersten sonnigen und heißen Hälfte des Juli 1912 (ausgeführt bei einer Gewächshaustemperatur von 20—24°) bereits nach einer Stunde nach Beginn des Versuches (9 Uhr V.) in Parallelstellung über oder traten in diese ein, wenn andere Blätter sie nicht einnahmen und am Abend blieben sie bis zum Eintritt der völligen Dunkelheit in Tagesstellung, um dann erst die Gelenke zu strecken und in die senkrechte Schlafstellung überzugehen. Auch waren die Winkel, welche die geschwärzten Blätter mit der Sproßachse bildeten, erheblich größer, als die normalen und betrugen nicht selten 100°.

Nach diesen Erfahrungen schien es also, als ob in der Tat die Wirkung durch die Störung der Papillenwirkung eingetreten ist.

Darnach schien mir also die Wirkung in der Schwärzung zu liegen. Um dies festzustellen, verwandte ich nun Blätter einer anderen Spezies, die keine Papillen trägt, jedoch zweifarbig ist; Maranta undulata. Sie hat eine dunkelgrüne Spreite mit silberhellem Band. Hier waren die Ergebnisse mindestens ebensogut, wobei es gleichgültig war, ob ich die hellen oder dunklen Partien schwärzte. (In mehreren Fällen war die Wirkung so stark, daß die Blätter am folgenden Morgen ihre Krümmungen noch nicht rückgängig gemacht hatten.) Endlich ging ich dazu über, ganz grüne Blätter von Ctenanthe Steudneri und Ctenanthe setosa zu verwenden, indem ich auf den Blättern einzelne Partien schwärzte. Die geschwärzten Blätter reagierten mit wenigen Ausnahmen stärker

als die normalen. Bei Ctenanthe setosa war der Erfolg nicht so gut, aber immerhin wahrnehmbar.

Auch Blätter von Tropaeolum majus und Chenopodium schienen durch Schwärzung beeinflußt zu werden. Leider schwand in der zweiten Hälfte des Monats Juli die Sonne und es begann eine lange Regenperiode; so kam ich nicht mehr dazu, die Versuche im Freien an anderen Pflanzen durchzuführen.

Ich bin geneigt, aus diesen Versuchen den Schluß zu ziehen, daß die Ursache dieser gesteigerten Reaktion darin zu suchen ist, daß durch die Schwärzung eine noch höhere Erwärmung und damit verbunden noch lebhaftere Transpiration, als durch die Stahl'schen Papillenlichtfänge erzielt wird. Daß man nicht die Lichtsinnesorgane, d. h. die Papillen dafür verantwortlich machen darf, scheint mir klar zu liegen, da ihre Wirkung ja ausgeschaltet war, und auch Blätter ohne diese Organe keine Unterschiede zeigten.

Wenn man nach einer Bedeutung der Papillen sucht, wird man daher wohl richtiger gehen, Stahl's Deutung dieser Gebilde als Lichtfänge anzunehmen, die im Dienst der Transpiration und damit der Nahrungszufuhr stehen.

Ob wir in den Marantaceen ein Beispiel und einen Beweis haben für Stahl's Annahme, die Blattbewegungen ständen überhaupt im Dienste der Transpiration, kann erst entschieden werden, wenn die Transpirationsverhältnisse und das Wasserbedürfnis der Marantaceen genau klargelegt sein wird. Dies festzustellen, wird mein nächstes botanisches Ziel sein.

Ergebnisse.

1. Die Bewegungen der Marantaceen-Blätter sind Variationsbewegungen, also durch Turgoränderung hervorgerufen.

2. Die Spaltöffnungen auf der Gelenkunterseite spielen bei den Krümmungen eine wesentliche Rolle; ihre Ausschaltung durch Bestreichen mit Kakaobutter oder durch Wasser (nasse Wattebäusche und Übertragung in dampfgesättigten Raum) ist gleichbedeutend mit der Aufhebung der Blattbewegung.

3. Aufhebung der Transpiration verursacht auch bei einigen anderen Pflanzen Störungen in der Blattbewegung.

4. Durch Ausschaltung der „Linsenfunktion" ist bei Maranta Kerchoveana E. Morren die Krümmungsfähigkeit oder die Orientierung des Blattes nicht aufgehoben.

Über mehrzellige Sporen bei Laubmoosen.

Von Th. Herzog.

Bisher stand die Familie der Dicnemonaceae mit ihren vielzelligen Riesensporen[1]) ganz isoliert da unter den Laubmoosen — eigentümlich genug, da es sich bei ihnen nicht um vereinzelte Fälle, sondern um die gesamte nicht unbedeutende Zahl ihrer Arten handelt und die Familie auch pflanzengeographisch eine sehr wohl umgrenzte Gruppe ist. Ihr Verbreitungsbezirk ist rein australisch-antarktisch.

Um so interessanter ist der Nachweis, daß es auch in einer anderen Verwandtschaftsreihe, die entwicklungsgeschichtlich sicher nichts mit den Dicnemonaceen zu tun hat, mehrzellige Sporen gibt. Ich fand solche bei zwei Cryphaea-Arten des bolivianischen Bergwaldes, die also unter ähnlichen klimatischen Bedingungen, wie die Dicnemonaceen wachsen. Beide sind in ,,Die Bryophyten meiner zweiten Reise durch Bolivia", Bibliotheca botanica, Heft 87 als neu beschrieben und abgebildet. Äußerlich, und zwar sowohl im Wuchs als in der Blattstruktur, Kapselform und Peristom sehr voneinander verschieden, besitzen beide Arten, Cryphaea macrospora und C. gracillima sehr ähnliche, auffallend große Sporen. Ihr Durchmesser ist im Reifezustand bei C. macrospora 44—48 μ, bei C. gracillima 44—52 μ, die Form etwas unregelmäßig kugelig bis kurz walzenförmig. Die Spore ist von einem leicht gekörnelten derben Exospor umgeben und sehr reich an Chlorophyll und Reservestoffen. Das merkwürdigste an ihnen sind jedoch deutlich ausgebildete Längs- und Querwände, welche bei C. macrospora die Spore in Quadranten von ziemlich gleichem Inhalt zerlegen. Unter den Sporen der gleichen Kapsel finden sich aber daneben alle Stadien vom Einzelzustand über zwei und drei Zellen bis zur Quadrantenbildung, welche hier den Abschluß darstellt. Man kann sich dabei an den nahezu gleichen Dimensionen dieser verschieden weit in Teilung getretenen Sporen überzeugen, daß die Teilung erst eintritt, wenn die Spore ihre definitive Größe erreicht hat. Bei C. gracillima treten nach der ersten Querwand die nächsten Wände unregelmäßiger auf und führen so zu Vier- bis Acht-Zellstadien, bei welchen die einzelnen Zellen unregelmäßiger geformt als bei C. macrospora und ungleich groß sind.

---

1) Vgl. Goebel, Organographie, 1. Aufl., pag. 345.

Wir haben es also bei diesen beiden Arten mit echt mehrzelligen Sporen zu tun, welche in dieser Form schon in der geschlossenen Kapsel vorhanden sind. Von den vielzelligen Sporen der Dicnemonaceen unterscheiden sie sich einmal durch die geringeren Maße und dann auch durch ihre der gewöhnlichen Sporenform näherstehende Gestalt. An die gewöhnlichen Laubmoossporen erinnert das derbe Exospor, das bei der reifen, zur Aussaat gelangenden Spore noch unverändert erhalten, also nicht wie bei den Dicnemonaceen zersprengt ist.

Die Sporen dieser beiden Cryphaea-Arten scheinen mir besonders bemerkenswert als eine Mittelform zwischen dem gewöhnlichen, einzelligen Typus und dem hochspezialisierten vielzelligen Typus der Dicnemonaceen, wo die im Kapselinnern schon früh einsetzende Keimung zu mächtigen, vielzelligen Körpern führt[1]).

Wenn wir uns entwicklungsgeschichtlich diesen Übergang von der Einzelligkeit zur Vielzelligkeit der Spore vorstellen wollen, können wir wohl als ersten Schritt — von der in der Regel kleinen Spore aufwärts — eine Vergrößerung derselben, also eine Zunahme des Umfanges und Vermehrung des Zellinhaltes annehmen. In dieser Annahme unterstützen uns diejenigen Fälle, wo wir in einzelnen Gattungen oder Familien neben normal kleinsporigen Arten solche mit sehr großen Sporen und zugleich reichem Chlorophyllgehalt finden. Diese Verselbständigung der Spore durch die Mitgabe reicher Reservestoffe und ihre Fähigkeit, lebhaft zu assimilieren, ist wohl die erste Bedingung zur Entwicklung der noch höher spezialisierten mehr- und vielzelligen Sporenkörper, die sich fast wie Brutkörper verhalten und wo man im eigentlichen Sinn des Wortes von „Viviparie“ sprechen kann.

Einen Fall, den man etwa als Vorstufe zur Ausbildung der beschriebenen Cryphaeasporen betrachten kann, habe ich bei einer Macromitrium-Art des bolivianischen Bergwaldes gefunden. Dieselbe ist am angeführten Orte als M. macrosporum beschrieben und abgebildet. Ihre Sporen sind ebenfalls meist etwas unregelmäßig kugelig bis sehr kurz walzenförmig und haben einen längeren Durchmesser von 60 bis 70 μ. Sie sind jedoch noch einzellig und von einer dicken Sporenhaut umgeben, erinnern aber sonst durch ihren reichen Inhalt an Öl und den Chlorophyllgehalt sehr an die Cryphaeasporen. Es wäre noch zu untersuchen, ob diese eigentümlichen Macromitriumsporen bei der Aussaat zunächst Teilungswände innerhalb der Sporenwandung bilden und s

1) Vgl. auch Mesotus celatus (Goebel, Archegoniatenstudien X, Flora 1906, Bd. XCVI, pag. 60).

2) S. Goebel, Organographie II, pag. 346.

ein den reifen Cryphaeasporen entsprechendes Stadium durchlaufen; die schon 3 Jahre alten Sporenkapseln bieten zwar nicht viel Aussicht auf ein erfolgreiches Experiment. Immerhin soll es noch angestellt werden, ebenso wie eine Aussaat der mehrzelligen Cryphaeasporen, deren Keimung gewiß manches Interesse bietet.

Daß wir bei den großen Sporen von Macromitrium an eine phylogenetische Vorstufe des Mehrzellstadiums der Spore denken dürfen, ergibt sich aus dem Verhalten der Sporen von *Werneriobryum*, das in seinen vegetativen Teilen, wie im Peristom den Dicnemonaceen nahe steht, aber noch einzellige, allerdings sehr große (80×65—120×50 μ) Sporen besitzt. Ich habe die interessante Gattung, welche mein Freund Dr. E. *Werner*, †, vor Jahren an der Spitze des Gelu (Deutsch-Neu-Guinea) entdeckte, in Hedwigia, Bd. XLIX beschrieben und abgebildet. Wir hätten hier also im gleichen Verwandtschaftskreis sowohl einzellige wie vielzellige Sporen.

Die Art und Weise, wie solche Riesensporen zustande kommen, kann natürlich nur durch entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen am lebenden oder unter diesen bestimmten Gesichtspunkten an Ort und Stelle fixiertem Material nachgewiesen werden, da Herbarpflanzen in der Regel nur einen einzigen Reifezustand der Kapseln enthalten. Trotzdem möchte ich hier noch eine Beobachtung mitteilen, die mir auf die Vorgänge bei der Sporenbildung ein gewisses Licht zu werfen scheint. In den reifen Kapseln von *Macromitrium macrosporum* findet man nämlich neben den großen, reifen, mit Chlorophyll und Reservestoffen angefüllten Sporen eine große Zahl kleiner, inhaltleerer, meist halbzerdrückter Sporen, die zu der Auffassung führen, daß die großen Sporen ihre Masse auf Kosten der zurückbleibenden Sporen vermehren, und die Vermutung nahe legen, daß letztere in der Entwicklung der normalen, keimfähigen Sporen die Rolle von Nährzellen spielen. In geschlossenen, offenbar verkümmerten Kapseln der gleichen Macromitrium-Art fand ich inhaltsleere, geschrumpfte Sporen von rostgelber Farbe, die nur zum Teil noch tetradenartig zusammenhingen und anscheinend einen Fall darstellten, wo es zur Differenzierung kräftiger Sporen überhaupt nicht kommen würde und wo alle auf mittlerer Größe stehen bleiben. Mehr läßt sich zurzeit über diese eigentümlichen Sporen nicht sagen.

Beiträge zur Kenntnis der Spaltöffnungsbewegungen.

Von K. Linsbauer (Graz).

Haben die grundlegenden Untersuchungen Schwendener's und seiner Schule die Mechanik der Spaltöffnungsbewegungen klar gelegt, so verdanken wir den wertvollen Arbeiten von Brown und Escombe und namentlich von Renner eine Vertiefung unserer Kenntnisse der physikalischen Seite des Problems der stomatären Transpiration. Die längst erkannte Abhängigkeit der Stomatärbewegungen vom Komplex der gegebenen Bedingungen, also die eigentliche biologische Analyse, ist dagegen noch lange nicht in dem Maße vorgeschritten, wie es bei der Wichtigkeit des Vorganges und seiner Bedeutung für das Verständnis anderer fundamentaler Lebensprozesse erwünscht und mit Hilfe der gegebenen Methodik möglich wäre, die namentlich in den letzten Jahren durch die Arbeiten von Darwin, Molisch u. a. ihre Ausbildung erfahren hat. Diesem methodischen Fortschritte ist bereits eine Reihe wertvoller Ergebnisse zu danken. Einen weiteren Beitrag zu dem Probleme sollen auch die folgenden Ausführungen bringen, die einen Teil meiner in der letzten Jahren durchgeführten Untersuchungen umfassen. Mir schien es dabei in bezug auf einige Fragen wichtiger, das Verhalten einzelner besonders geeigneter Versuchspflanzen genauer zu studieren, als die große Zahl von Einzelbeobachtungen um ein weiteres zu vermehren.

Am eingehendsten untersucht ist jedenfalls die Abhängigkeit de Stomatärbewegung von Licht und Feuchtigkeit, Faktoren, welche in de Regel gleichsinnig eine Öffnungstendenz der Stomata auslösen. Dabe fehlt es jedoch nicht an einer Reihe von Ausnahmen; es liegen vielfach Angaben vor, denen zufolge die Stomata gewisser Pflanzen im Dunkel oder im welken Zustande zu einer Schließbewegung nicht befähigt sin Diese Ausnahmen sind zum Teil wenigstens biologisch, keineswegs ab physiologisch verständlich, um so weniger, als es sich um ein verschieden Verhalten im Prinzipe gleich konstruierter Apparate handelt. Zude stimmen die Befunde der einzelnen Forscher keineswegs immer mi einander überein; die Angaben fallen vielmehr zum Teil je nach der a gewandten Untersuchungsmethode oder anderen, zumeist nicht näh definierten Bedingungen recht verschieden aus, ein Beweis, daß wir d Bewegungsbedingungen noch nicht völlig übersehen, viel weniger b herrschen können. Gerade der Regulationsvorgang der Stomatärbewegu

ist jedoch namentlich für das Verständnis des Transpirationsproblems von solcher Bedeutung, daß man jedenfalls Burgerstein nur beipflichten kann, wenn er verlangt, daß Transpirationsversuche stets mit Beobachtungen der Spaltweite verknüpft werden sollten.

Methode.

Die spezielle Methodik, deren ich mich bediente, wird fallweise erläutert werden. Zur Beurteilung der Spaltweite stehen heute eine ganze Reihe von Methoden zur Verfügung[1]), die alle unter Umständen gute Dienste leisten können. Solche Methoden, welche nur indirekt einen Schluß auf die Spaltweite gestatten, wie die Stahl'sche Kobaltmethode, kamen für die Zwecke dieser Untersuchung nicht in Betracht.

Es handelte sich mir daher hauptsächlich um die Wahl zwischen direkter mikroskopischer Untersuchung, Molisch' Infiltrations- und Darwin's Porometermethode. Liefert die letztere genauere, zahlenmäßige Ergebnisse, so hat die Infiltrationsmethode unter anderem den Vorzug der leichten Anwendbarkeit, der bei Versuchen am natürlichen Standort nicht zu unterschätzen ist, was mich unter solchen Umständen zu ihrer Wahl bestimmte. Auch dieses Verfahren wurde in neuerer Zeit mehrfach modifiziert; auf die für spezielle Zwecke getroffenen Abänderungen durch Neger und Dengler brauchte ich jedoch keine Rücksicht zu nehmen, da ich in der Auswahl für die Methode geeigneter Versuchspflanzen nicht gebunden war.

Um den Grad der Spaltweite beurteilen zu können, brachte Molisch eine Reihe von Infiltrationsmedien in Vorschlag, die eine verschiedene Porenweite zum Eindringen voraussetzen. C. Stein hat im Anschluß an Stahl eine andere weiter abgestufte Reihe aufgestellt, die noch genauere Resultate ergeben soll.

Die Infiltrationsintensität ist jedoch nach meinen Erfahrungen auch für ein und dasselbe Infiltrationsmittel je nach der Spaltweite innerhalb gewisser Grenzen verschieden. Ich beschränkte mich daher zum Zwecke orientierender Untersuchungen in der Regel auf die Anwendung von Alkohol allein, der etwaige Differenzen am klarsten erkennen läßt; gelegentlich wurde ergänzend auch das Verhalten gegen Benzol geprüft. Mehr als eine ungefähre Schätzung des jeweiligen Stomatärzustandes darf billigerweise ohnehin nicht von der Infiltrationsmethode verlangt werden, zumal die Stärke der Infiltration wohl nicht allein von der Weite, sondern auch von der Zahl der jeweilig geöffneten Spalten ab-

1) Neuere Übersicht bei V. Grafe.

hängt und vielleicht auch von der Höhe des Gasdruckes in den Interzellularen beeinflußt wird[1]). Bei der Mehrzahl unserer krautigen Pflanzen, von denen diese Untersuchung ausschließlich handelt, infiltriert Alkohol, maximale Spaltweite vorausgesetzt, fast momentan das ganze Blatt; bei zunehmender Verengerung der Spalte vermindert sich schließlich die Infiltration so weit, daß sie nur mehr an einer mehr oder minder großen Anzahl distinkter Stellen auftritt. Zur bequemeren Darstellung werde ich in der Folge die Infiltration mit Alkohol oder Benzol mit A bzw. B bezeichnen und die beiläufige Stärke der Infiltration durch einen rechts davon stehenden Index andeuten. Ich unterscheide in dieser Weise drei Infiltrationsstufen, die ich nach abnehmender Stärke mit A_3, A_2, A_1 (bzw. B_3, B_2, B_1) bezeichne; gelegentlich konnten noch Zwischenstufen mit befriedigender Sicherheit unterschieden werden, die entsprechend mit A_{3-2} oder A_{2-3} usw. gekennzeichnet wurden.

Es versteht sich auch von selbst, daß das Bild einer maximalen Infiltration bei verschiedenen Pflanzen ein abweichendes ist, die an solchen gewonnenen Ergebnisse somit untereinander nicht verglichen werden können.

Neben der Infiltrationsmethode wurde speziell bei Laboratoriumsversuchen in ausgedehntem Maße die unmittelbare mikroskopische Untersuchung der Spaltweite vorgenommen. Ich verkenne durchaus nicht den Wert von Darwin's Porometermethode, die für quantitative Untersuchungen unentbehrlich geworden ist, doch scheint mir die direkte mikroskopische Prüfung mit Unrecht in Mißkredit gekommen zu sein. Liefert das Porometer Durchschnittswerte, so lehrt die mikroskopische Kontrolle individuelle Differenzen im Verhalten der einzelnen Stomata kennen, deren Ursache erst der Erforschung bedarf. Ich muß jedoch von vornherein betonen, daß ich bei der mikroskopischen Untersuchung auf die Verwendung von Flächenschnitten prinzipiell verzichtete. Die schwerwiegenden Einwände, welche gegen diese seinerzeit geübte Methode von Schwendener u. a. mit Recht erhoben wurden, sind allgemein bekannt. Auch die von Lloyd geübte Methode der schnellen Fixierung der abgezogenen Epidermen mit heißem Alkohol — Renner bezeichnet sie als „sehr brauchbar, aber auch als recht gefährlich und einer sorgfältigen Kritik bedürftig" (l. c. pag. 492) — möchte ich im Notfalle nur dort verwenden, wo die Untersuchung lebenden Materials aus irgendwelchen Gründen unmöglich ist. Schwendener selbst benutzt

1) Vgl. das Austreiben der Luft aus Interzellularen bei Zusatz von Äth[er] oder Alkohol.

bekanntlich zu seinen grundlegenden Untersuchungen relativ dicke Flächenschnitte, welche in Öl oder trocken untersucht wurden, wodurch eine abnormale Wasseraufnahme durch die Schließ- oder Epidermiszellen vermieden wurde. Ich selbst beschränkte mich durchaus auf die mikroskopische Untersuchung intakter Blätter oder Blattfragmente, die entweder trocken oder seltener nur auf der spaltöffnungsfreien Oberseite mit Wasser benetzt unter das Mikroskop kamen. Ist die Beobachtungsdauer auf wenige Minuten beschränkt, so hat man die Gewähr, die Stomata in völlig normalem Zustande prüfen zu können[1]). Die direkte mikroskopische Untersuchung des unversehrten Blattes wurde bereits von Kohl in ausgedehnterem Maße angewendet; er bevorzugte hierbei Wasserpflanzen mit Schwimmblättern, auf deren Benutzung ich jedoch deshalb verzichtete, weil sich ihre Stomata in anatomischer und physiologischer Hinsicht beträchtlich von denen der Landpflanzen unterscheiden. Ich erinnere nur an das Verhalten der Schwimmblätter (Potamogeton-Arten u. a.), deren Stomata sich mit zunehmendem Wasserverlust immer mehr öffnen, während sie sich bei Immersion des Blattes — wieder umgekehrt wie bei den Landpflanzen — schließen.

Wenn die direkte mikroskopische Untersuchung des unversehrten Blattes bisher so selten geübt wurde, so liegt es jedenfalls nur daran, daß sie — wie auch Molisch bemerkt — anscheinend nur selten anwendbar ist. Natürlich setzt sie ein gewißes Maß von Transparenz des Blattes und nicht allzutief eingesenkte Stomata voraus. Ich war aber überrascht von der Häufigkeit solcher Blätter, welche diesen Bedingungen entsprechen. Die große Mehrzahl der Blätter krautiger Pflanzen unserer Flora liefert bei mittleren Vergrößerungen hinreichend scharfe Bilder, so daß die Spaltweite größerer Stomata mit ziemlicher Genauigkeit mikrometrisch gemessen werden kann. Ja selbst relativ dicke Blätter lassen bei entsprechend starker Durchleuchtung eine unmittelbare Untersuchung zu. Dagegen ist es allerdings nicht mit Sicherheit zu entscheiden, ob bei geschlossenem Spalt der Verschluß wirklich ein hermetischer ist, was jedoch von anatomischen Konstruktionsdetails abhängt und nicht von der Bewegungstätigkeit als solcher, von der hier allein die Rede sein soll.

Vorversuche.

Ehe ich an die Ausführung der geplanten Untersuchungen ging, mußten zunächst einige Vorversuche erledigt werden. Sie bewegten sich

1) Selbstverständlich dürfen die am äußersten Rande des Blattfragmentes situierten Stomata nicht berücksichtigt werden.

nach zwei Richtungen. Erstens mußte geprüft werden, ob Verletzungen der Blätter einen wesentlichen Einfluß auf die Beweglichkeit und den Öffnungszustand der Stomata ausüben. Eine solche Feststellung war deshalb erforderlich, weil zur mikroskopischen Untersuchung in der Regel nur quadratische Ausschnitte aus den Blättern von 3—5 mm Seitenlänge benutzt wurden. Zweitens sollten Versuche darüber orientieren, inwieweit die Beweglichkeit durch Alter und Lage der Stomata beeinflußt wird.

1. Einfluß von Verletzungen des Blattes auf die Stomata.

Obgleich ich die verschiedenartigsten Blätter daraufhin untersuchte, ließ sich doch niemals ein anderer Effekt der Verletzung ermitteln, als die lange bekannte Erscheinung des Öffnens der Stomata, welche unmittelbar an verletzte Epidermiszellen angrenzen. Es konnten somit unbedenklich auch Blattausschnitte zur mikroskopischen Untersuchung herangezogen werden, wofern nur der Öffnungszustand der peripher gelegenen, an die Schnittfläche angrenzenden Stomata von der Betrachtung ausgeschaltet wurde. Ob vielleicht geringfügige Differenzen in der Reaktionsgeschwindigkeit oder der Öffnungsweite gegenüber völlig intakten Blätter auftreten, habe ich nicht verfolgt, zumal es sich bei meinen Untersuchungen nur um relative, nicht absolute Effekte handelte.

Von der großen Zahl der untersuchten Pflanzen machte nur eine einzige eine Ausnahme, Chlorophytum Sternbergianum Steud. (= Hartwegia comosa Hort.). Bei Wiesner (I, pag. 493) findet sich die Angabe, daß die Stomata dieser Pflanze auch bei längerem Aufenthalt im Dunkeln in weit geöffnetem Zustande verharren können. Koh hingegen fand (l. c. pag. 41) bei mikroskopischer Untersuchung der intakten Blätter einen normalen Spaltenverschluß im Dunkeln. Er führ die Differenz in der Beobachtung darauf zurück, das Wiesner di Untersuchung vielleicht an der abgelösten Epidermis vornahm, verfolg aber die Sache nicht weiter. Ich untersuchte zunächst vergleichsweis intakte Blätter und Blattfragmente (jedoch keine Flächenschnitte) un konnte mich leicht davon überzeugen, daß die Stomata der ersteren ir Dunkeln eine normale Schließbewegung ausführten. Die aus Dunkel blättern herausgeschnittenen, trocken untersuchten Blattfragment wiesen jedoch stets offene Stomata auf, deren Anzahl während der Be obachtung sichtlich zunahm. Ich will diesen Befund nur durch ei Beispiel belegen:

Versuch am 7. VI. 1913. 6h p. m. Diffuses Licht.

Aus einem Blatte wird ein Streifen 3 : 8 mm senkrecht zur Blattachse herausgeschnitten und unmittelbar im frischen Zustand ohne Wasserzusatz mikroskopiert.

In einem Gesichtsfeld liegen 20, sicher geschlossene Stomata.

Nach 3 Min.	6	Stomata	entschieden offen.
„ 5 „	11	„	„ „
„ 7 „	15	„	„ „
„ 10 „	16	„	„ „

Nach mehrfacher Bestätigung dieses Befundes wurden die Versuche in folgender Weise modifiziert. Ein im normalen Verbande befindliches Blatt wird in inverser Lage auf dem Objekttisch fixiert. Sämtliche Stomata zeigen sich infolge vielstündigen Aufenthaltes der Pflanze im Dunkelschrank geschlossen. Nun wird mit einem Skalpell in unmittelbarer Nähe aber doch außerhalb des Gesichtsfeldes ein bis gegen die Blattmitte reichender Einschnitt angebracht. Wenige Sekunden darauf läßt sich zunächst in dem der Wunde zugekehrten Teil des Gesichtsfeldes eine schwache Öffnung einzelner Stomata erkennen, die schließlich fast alle Stomata bis auf eine Entfernung von ca. 15 mm von der Wunde ergreift; inzwischen haben sich die Stomata in der Wundnähe klaffend weit geöffnet.

Diese Öffnungsbewegung, von deren prompten Eintritt ich mich wiederholt überzeugte, schreitet sowohl akropetal als basipetal von der Wunde fort, wobei allerdings einzelne Stomata übersprungen werden. Auch scheint die Fortpflanzung des Öffnungsimpulses in den einzelnen Interkostalräumen mit verschiedener Geschwindigkeit vor sich zu gehen. In transversaler Richtung breitet sich die Bewegung hingegen nur in sehr beschränktem Maße aus und greift kaum auf den benachbarten Interkostalraum über.

Noch wirksamer als das Einschneiden erwies sich das Einstechen einer erhitzten Nadel in die Blattfläche, wobei sich einmal ein Fortschreiten der Öffnungsbewegung auf eine Entfernung von 20 mm von der Wundstelle mit Sicherheit nachweisen ließ. Selbst in einzelnen Fällen, in denen durch das Einschneiden des Blattes kein nennenswerter Effekt erzielt werden konnte, löste das Verbrennen sofort die erwartete Öffnungsbewegung aus.

Ich habe bisher vergebens nach Blättern gesucht, welche dieselbe Erscheinung zeigen. Da dieser Fall mit den geplanten Untersuchungen in keinem näheren Zusammenhange steht, habe ich ihn einstweilen

nicht näher verfolgt und will mich daher auch jeder weiteren Diskussion enthalten[1]).

2. Einfluß des Blattalters auf die Stomatärbewegung.

Während über das Transpirationsverhältnis junger und alter Blätter eine umfangreiche Literatur vorliegt, sind die Angaben über das gleichzeitige Verhalten der Stomata äußerst dürftig. Die Bestimmung der Transpirationsgröße durch Höhnel, Aubert, N. J. C. Müller u. a. (Literatur und eigene Beobachtungen bei Burgerstein, l. c. pag. 58) ergab im allgemeinen zwei Maxima der Transpiration: ein stärkeres im jüngsten Stadium des Blattes, welches ausschließlich auf Rechnung der kutikulären Transpiration zu setzen ist (v. Höhnel) und ein zweites schwächeres Maximum im vollständig entwickelten Blatte, zu einer Zeit, in welcher die Cuticula bereits ihre volle Mächtigkeit erreicht hat und die stomatäre Transpiration überwiegt. Seeliger (nach Ref. im Botan. Zentralbl. 1912, Bd. CXX, pag. 596) gelangte neuestens zu einem wesentlich gleichen Ergebnisse: ein Transpirationsmaximum, ehe das Blatt noch die Hälfte seiner definitiven Größe erreicht, hierauf ein Minimum, bis das Blatt annähernd ausgewachsen ist, worauf ein allmähliches neuerliches Ansteigen folgt, das zu einem zweiten, niedrigeren Maximum führt.

Stahl beobachtete mit Hilfe der Kobaltmethode schon in jüngsten Entwicklungsstadien hypostomatischer Blätter (spez. bei Liriodendron) eine Förderung der Transpiration auf der Blattunterseite. Die Beobachtung wird dahin interpretiert, daß die Wasserdampfabgabe mit Einsetzen der Transpiration auch schon „hauptsächlich" durch die „allerdings noch nicht fertig ausgebildeten Spaltöffnungen vor sich geht". Demzufolge wäre schon in diesem Zustande ein Funktionieren der Stomata anzunehmen. Das Transpirationsmaximum jüngster Blätter wäre somit auch durch stomatäre Verdunstung mitbedingt. Die beobachtete Tatsache könnte sich jedoch auch einfach in der Weise erklären — ich stimme in dieser Auffassung mit Schellenberg (l. c. pag. 183) überein — daß die Mächtigkeit der Cuticula schon in jungen Entwicklungsstadien beiderseits ungleich ist, worauf die schnellere Verfärbung des Kobaltpapiers auf der Blattunterseite beruht.

---

1) Ich möchte in diesem Zusammenhange auf die Beobachtung von Krutitzky hinweisen, welcher eine Steigerung der Transpiration an abgeschnittenen Blättern beobachtete. Aus dem mir vorliegenden dürftigen Referate ist jedoch nicht zu entnehmen, ob sie auf einer Zunahme der Spaltweite infolge der Verletzung beruht, was wohl nicht sehr wahrscheinlich ist.

Zu orientierenden Versuchen über das Verhalten der Stomata in diesem Falle bewährte sich die Infiltrationsmethode vorzüglich.

Es seien hier nur einige wenige Beobachtungen wiedergegeben.

(Siehe Tabelle pag. 108.)

Ich begnüge mich mit diesen wenigen Beispielen, da die wiederholten Versuche mit denselben Pflanzen im wesentlichen zu dem gleichen Ergebnisse führten. Ähnliche Resultate erhielt ich ferner mit Vaccinium Vitis idaea, Melampyrum (vgl. pag. 116), Crepis sp., Trifolium repens, Knautia (vgl. die auf pag. 118 wiedergegebene Versuchsreihe), Solanum tuberosum und Homogyne alpina (vgl. pag. 118) u. a.

Wir ersehen daraus, daß im Allgemeinen unter sonst gleichen Verhältnissen die Spaltweite der Stomata sich in bestimmter regelmäßiger Weise mit dem Blattalter verändert. Sehen wir von dem ältesten, mit 1 bezeichneten Blatte, das bei einzelnen Pflanzen schon dem Absterben nahe war und daher eine geringere Spaltweite aufwies, ab, so bemerken wir, soweit die Infiltrationsmethode Abstufungen überhaupt erkennen läßt, eine allmähliche Abnahme der Öffnungsweite an den Blättern in akropetaler Folge. Die jüngsten, eben ausgewachsenen oder noch in Entwicklung befindlichen Blätter, deren Stomata jedoch schon ausgebildet und funktionsfähig sind, lassen überhaupt nur unter günstigsten Bedingungen eine Öffnung ihrer Stomata erkennen; in der Regel beteiligen sie sich überhaupt noch nicht an dem Regulationsvorgange. Die Blätter sind wohl noch zu empfindlich, um sich unter den gewöhnlichen Bedingungen eine stomatäre Transpiration leisten zu können; sie sind zumeist auf die kutikuläre Transpiration allein angewiesen. Nur nach langdauerndem Regen und dabei nicht zu düsterem Wetter konnte ich gelegentlich auch an jugendlichen Blättern eine stärkere Infiltration mit Alkohol erzielen.

Naturgemäß erfolgt die Abnahme der Infiltrationsmöglichkeit mit dem Blattalter nicht immer so regelmäßig und augenscheinlich, wie in den aufgeführten Beispielen, was bei Untersuchungen am natürlichen Standorte, bei dem Ineinandergreifen vieler variabler, oft unkontrollierbarer Faktoren selbstverständlich ist. Gelegentlich finden sich unter gleichalten Blättern verschiedener Individuen einzelne unerklärliche Differenzen. Von der geringen oder noch völlig mangelnden Regulationstätigkeit der Stomata jugendlicher Blätter wird man sich jedoch stets leicht überzeugen können. Diese Beobachtungen stehen überdies in gutem Einklang mit den Transpirationsbefunden und sprechen ent-

Datum und Stunde	rel. F. und Temp.	Beleuchtung und Standort	Blattnummer 1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Gentiana, Kochiana Perr. et Song.			(Prot. 10a)									
14. VII. 6h 30 p. m.	58 %; 19°	S_0B_{10} 1); Waldrand	A_3!	A_3!	A_1	A_0						
			—	A_3	A_0	A_0						
			A_1	A_2	A_0							
18. VII. — 12h	„	S_3B_4; „	A_{1-2}	A_3!	A_3!	A_1						
			A_3!	A_3!	A_2	A_2						
Plantago media L.			(Prot. 14b)									
20. VII. 4h 30 p. m.	62 %; 18,5°	S_0B_7; freie Wiese	A_3	A_3	A_3	A_2	A_2	A_2	A_1			
		Bl.-Mitte:	A_2	A_3	A_8	A_3	A_2	A_2	A_2	A_1	A_1	A_{0-1}
		Bl.-Basis:	A_1	A_2	A_1	A_3						
Trifolium pratense L.			(Prot. 11)									
15. VII. 12h 14 p. m.	58 %; 19°	S_0B_{10}; Wiese	A_3	A_3	A_3	A_0						
„	„	„ Waldschatten	A_0B_1	A_1B_{2-3}	A_0B_{1-2}							
4h 15	50 %; 20,3°	S_3B_2; Wald	A_0B_0	A_0B_1	A_{1-2}	A_{1-2}	A_0B_1	A_0B_0				
5h 45	56 %; 19,6°	S_0B_{10}; Wiese	—	A_8	A_3	A_0B_3						
5. VIII. — 12h	55 %; 20,5°	B_2S_3; Wiese	A_8	A_3	A_3	A_3	A_3	A_2	A_0			

1) Bezeichnungsweise der Intensität des Sonnenscheins (S) und der Himmelsbedeckung (B) im Anschluß an Wiesner (II).

schieden dafür, daß das erste Transpirationsmaximum bei jüngsten Blättern ausschließlich oder doch vorwiegend auf Rechnung der kutikulären Verdunstung zu setzen ist.

Auch an ein und demselben Blatt verhalten sich die Stomata oft auffallend verschieden. Sehr häufig konnte ich (z. B. bei Melampyrum, Crepis, Carlina acaulis, Gentiana, Plantago lanceolata) eine Abnahme der Infiltration von der Spitze gegen die Basis hin beobachten. Oft läßt sich an der Spitze noch eine geringe Infiltration erzielen, während die Basis völlig geschlossene Spaltöffnungen aufweist. Desgleichen beobachtet man oft bei eintretendem Welken nicht zu alter Blätter den Verschluß der Stomata zunächst an der Blattbasis eintreten, also wieder an den relativ jüngsten Teilen des Blattes.

Die mikroskopische Untersuchung läßt noch weitere Differenzen in der Beweglichkeit der Stomata innerhalb enger Blattbezirke erkennen. Ich habe mich insbesondere bei Impatiens parviflora, aber auch bei anderen krautigen Pflanzen oft davon überzeugen können, daß merkwürdigerweise die den Blattnerven nächstliegenden Stomata den über dem Mesophyll liegenden Spaltöffnungen in Schnelligkeit und Größe der Reaktion weit nachstehen. Sie öffnen sich später und schließen sich bedeutend früher als diese und sind daher nur selten in einem stärkeren Öffnungszustande anzutreffen, was vielleicht auf die geringere Ausbildung des Interzellularensystems an solchen Stellen zurückzuführen ist.

Aus diesen Beobachtungen und Vorversuchen erhellt, daß der Vergleich des Öffnungszustandes der Stomata unter verschiedenen Bedingungen nur mit größter Vorsicht durchführbar ist. Zu Parallelversuchen, die der mikroskopischen Kontrolle unterworfen werden sollten, wurden daher stets Fragmente eines und desselben Blattes verwendet, welche den gleichen Blattregionen entnommen worden waren.

Nach diesen Vorbemerkungen gehe ich nun zur Darstellung der eigentlichen Versuche über.

I. Einfluß des Welkens auf den Öffnungszustand der Stomata.

Während sich bekanntlich die Stomata der meisten Pflanzen beim Welken prompt schließen, soll es eine Reihe von Fällen geben, in denen der Pflanze ein derartiges Regulationsvermögen der Transpiration abgeht. Eine Liste solcher Ausnahmefälle wurde bereits von Stahl (l. c. pag. 121) und Darwin (I, pag. 543) gebracht und neuestens durch Molisch (l. c. pag. 119) ergänzt. Besonders auffällig muß es erscheinen, daß wie namentlich letztgenannter Autor hervorhebt, die Stomata dieser Pflanzen

gleichwohl auf Beleuchtungsdifferenzen normal reagieren und daß auch bei beginnendem Welken eine vorübergehende Verengerung auftritt. Nach Stahl sind es namentlich auf feuchtem Boden lebende Pflanzen, denen die Fähigkeit, die Transpiration zu regulieren, abgeht, was im wesentlichen auch von Darwin bestätigt wurde. Ein etwaiger Verlust der Regulationsbefähigung wäre in diesen Fällen biologisch verständlich. Dieselbe Erscheinung beobachtet man aber auch an einer Reihe von anderen Pflanzen, die sich keineswegs eines ständigen Überflusses an Bodenfeuchtigkeit zu erfreuen haben, wie Sonchus oleraceus, Papaver somniferum, Plantago lanceolata, Leontodon hastilis u. a. (nach Molisch, l. c. pag. 120). Diese befremdliche Erscheinung veranlaßte mich, den Einfluß des Welkens auf die Stomatärbewegung von neuem zu untersuchen. Ich möchte gleich von vorne herein bemerken, daß ich zu einem völlig entgegengesetzten Resultate gelangte. Eine gelegentliche Beobachtung machte mir die Differenz in den Angaben der verschiedenen Autoren verständlich.

An einem hellen Sommertage wurden abgeschnittene Blätter von Trifolium pratense mit weit geöffneten Spalten teils nach dem Vorgange von Molisch auf einen besonnten Tisch, teils im hellen Schatten zum Welken aufgelegt. Im ersten Falle stellte sich ein rapider Wasserverlust ein; die Blätter welkten und trockneten schließlich, ohne daß die Infiltrierbarkeit sich vermindert hätte. Die der direkten Sonnenwirkung entzogenen hingegen ließen bereits nach kurzer Exposition einen Verschluß der Stomata erkennen, der das weitere Welken wirksam verzögerte. Offenbar war im ersten Falle der Wasserverlust allzu schnell vor sich gegangen; es war bereits eine irreparable Schädigung des Blattes eingetreten, ehe die Schließbewegung der Stomata eingeleitet wurde.

Ich suchte auf Grund dieser Wahrnehmung das Welken der Blätter, welche zu den nachstehenden Versuchen dienten, zu verzögern in der Erwägung, daß auch unter natürlichen Bedingungen die Gefahr eines Wassermangels sich nur langsam und allmählich mit zunehmender Austrocknung des Bodens geltend macht. Besonderes Gewicht wurde darauf gelegt, daß das Welken bei derselben oder bei einer eventuell noch höheren Lichtintensität als sie am Standorte herrschte, eingeleitet wurde, so daß nicht etwa die Lichtabnahme für eine eventuelle Schließbewegung verantwortlich gemacht werden konnte. Ich wählte daher zu meinen Versuchen in der Regel Blätter aus diffusem Lichte oder Sonnenblätter, die aber dann nicht völlig vom Verband mit der Mutterpflanze gelöst, sondern nur abgeknickt wurden.

In der folgenden Tabelle sind eine Anzahl von Beobachtungen zusammengestellt, die meist solche Pflanzen betreffen, deren Stomata

sich nach Angabe verschiedener Autoren beim Welken nicht schließen. Der Öffnungszustand wurde teils mit Hilfe der Infiltrationsmethode, teils durch direkte mikroskopische Untersuchung ermittelt.

Zur Bestimmung der Beleuchtungsintensität am Standorte bediente ich mich der bekannten Methode Wiesner's (II), wobei ich mich in der Regel des von Vouk konstruierten, äußerst handlichen Insolators bediente, der sich ausgezeichnet bewährte.

Datum	Name	Beleuchtung t sec[1])	Ursprünglicher Öffnungszustand	Welkungsdauer in Min.	Infiltrationsbefund	Mikroskopischer Befund
28. VI.	Tropaeolum maius	18	weit offen	40		geschlossen
29. VI.	Alisma plantago	13	„	37		zumeist geschlossen
				70		mit vereinzelten Ausnahmen an der Bl.-Basis geschlossen
29. VI.	Caltha palustris	13	„	37		geschlossen oder stark verengt
				70		geschlossen
29. VI.	Villarsia ovata	13	„	17		weit offen
				37		schwach verengt
				70		völlig geschlossen oder stark verengt
29. VI.	Polygonum bistortum	13	„	17		mit vereinzelten Ausnahmen geschlossen
				70		geschlossen
29. VI.	Menyanthes trifoliata	13	„	17		stark verengt oder geschlossen
				70		geschlossen
1. VII.	Sonchus oleraceus	19	A_3	30	A_3	weit offen
				50		am Blattrand geschlossen; in der Mitte verengert
				80	A_0	durchaus geschlossen

1) Da es sich stets nur um relative Intensitätswerte handelt, gebe ich hier und in der Folge stets nur die Zeit (in Sekunden) an, welche zur Erreichung eines bestimmten Skalentones (5 : 4) Ton erforderlich war. Unter Berücksichtigung der Intensitätsrelation = Normalpapier : Bunsen-Eder-Papier wie 1 : 0,83 läßt sich jederzeit die absolute Lichtintensität in Bunsen-Einheiten nach dem Vorgange von Wiesner (II) ermitteln. $i = \frac{5:4}{t} \cdot 0{,}83$. [Eine kurze Darstellung der Wiesnerschen Methode der Lichtbestimmung findet sich bei Vouk, II.] Der zunehmenden Expositionsdauer entsprechen somit abnehmende Lichtintensitäten.

Datum	Name	Beleuchtung t sec[1])	Ursprünglicher Öffnungszustand	Welkungsdauer in Min.	Infiltrationsbefund	Mikroskopischer Befund
1. VII.	Mentha piperita	19	A_{2-3}	30	A_0	
2. VII.	Phaseolus multifl.	29	A_1	55	A_0	
		5	A_3	55	A_0—A_{0-1}	
2. VII.	Gratiola officin.	7	A_3	55	A_0	
2. VII.	Papaver somniferum	17	A_3	10		ganz oder fast geschlossen
				30		geschlossen
5. VII.	Impatiens noli tangere	5—7	A_{2-1}	25	A_0	
5. VII.	Veronica beccabunga	5—7	A_2	15		mit wenigen Ausnahmen geschlossen
				35	A_0	geschlossen
5. VII.	Lythrum salicaria	5—7	A_3	60	A_0	geschlossen
5. VII.	Leonurus sp.	5—7	A_3	60	A_0	
6. VII.	Hypericum perforatum	14?	A_2	28	A_0	
6. VII.	Hydrangea hortensis[2])	4,4	A_2	40	A_0	
6. VII.	Plantago lanceolata	5,4	A_3	60	A_0	

Wie man sieht, sind alle daraufhin untersuchten Pflanzen zu einer Regulation der Spaltweite bei eintretendem Wassermangel geeignet, vorausgesetzt, daß der Wasserverlust nicht unnatürlich schnell vor sich geht. Nur Plantago lanceolata schien zunächst eine Ausnahme zu machen; selbst beim Welken im Schatten vermochten sich die Stomata nicht zu schließen. Ich ging nun so vor, daß ich den größeren Teil der Wurzeln bloßlegte. Jetzt ging das Welken selbst bei besonnten Pflanzen hinreichend langsam vor sich, um den Spaltverschluß zu ermöglichen. Nach meinen Erfahrungen, die sich übrigens noch auf zahlreiche andere, in die Tabelle nicht aufgenommene Pflanzen stützen, sind somit wenigstens die krautigen Pflanzen ohne Ausnahme zu einer Regulation der Transpiration durch Änderung der Spaltweite

1) S. Anm. 1 pag. 111.
2) Blatt im Verband mit der besonnten Pflanze; Blattstiel abgeknickt.

befähigt. Ich sehe nur ausdrücklich von den Pflanzen mit Schwimmblättern und ebenso von den Holzgewächsen[1]) ab, welche ich nicht in den Bereich meiner Untersuchungen gezogen habe. Ein Unterschied liegt nur in der Geschwindigkeit der Schließbewegung, die bei manchen Pflanzen so gering ist, daß ein abnorm schnell vor sich gehender Wasserverlust nicht rechtzeitig paralysiert werden kann.

Die von Darwin angegebene vorübergehende Erweiterung des Spaltes bei beginnendem Welken konnte ich trotz wiederholter kontinuierlicher Beobachtung der Stomata unter dem Mikroskope ebensowenig konstatieren wie Lloyd. Allerdings kann die von diesem Autor gegebene Deutung der Transpirationssteigerung nach Renner (l. c. pag. 524) nicht mehr aufrecht erhalten werden, um so weniger als Darwin dieselbe Erscheinung nunmehr auch mit Hilfe der Porometermethode bestätigen konnte, welche von der Transpiration unabhängig ist. Ob die Porometerprobe auch in diesem Falle zuverlässiger ist, als die unmittelbare Untersuchung, wage ich nicht zu entscheiden[2]).

II. Orientierende Untersuchungen über die Beziehung zwischen Spaltweite und Lichtintensität.

Trotz der längst erkannten Bedeutung des Lichtes für die Öffnungsbewegung der Stomata, fehlt es noch fast durchaus an Untersuchungen über deren Abhängigkeit von der Lichtintensität. Manche Angaben besonders die neueren Porometeruntersuchungen von Darwin und Pertz und von C. Stein, lassen zwar auf eine kaum erwartete Empfindlichkeit des Schließzellenmechanismus für Intensitätsschwankungen schließen, doch lag es den Verfassern ferne, die uns hier interessierende Frage quantitativ zu verfolgen. Auch die nachfolgenden Versuche beanspruchen nur den Wert von Vorversuchen; es sollte zunächst nur ermittelt werden, inwieweit am natürlichen Standorte eine Regulation der Spaltweite in Abhängigkeit von der herrschenden Lichtintensität vorhanden ist und

1) Nach Stahl und Molisch bleiben die Stomata zahlreicher Weidenarten beim Welken offen, während sie sich nach Darwin schließen.

2) Der von Molisch beobachtete Fall bei Tropaeolum (l. c. pag. 121) liegt durchaus anders; hier konnte vielmehr mit Hilfe der Infiltrationsmethode der Eintritt einer vorübergehenden Schließbewegung konstatiert werden. Die nachträgliche erst nach Stunden eintretende Wiederöffnung, die bis zur Vertrocknung des Blattes anhält, ist offenbar eine Wirkung bereits weitgehender Schädigung des Blattes, wobei man wohl zunächst an einen verminderten Gegendruck der absterbenden Epidermiszellen denken kann, der bekanntlich zu einer Öffnung der Stomata führen muß.

von welcher ungefähren Größenordnung die noch wirksamen Lichtdifferenzen sind. Eine tiefer eindringende Analyse wird — worauf ich noch im Verlaufe dieser Ausführungen zurückkommen werde — die Methoden der Reizphysiologie auf das Problem der Spaltöffnungsbewegungen sinngemäß zu übertragen haben, was ich einer folgenden Untersuchung vorbehalte.

Ich schicke zunächst eine Anzahl Beobachtungen voraus, bei welchen zur Ermittlung des Spaltzustandes die Infiltrationsmethode Verwendung fand. Sie wurden im Sommer 1912 in einer Seehöhe von etwa 900 m am Fuße der Seethaler-Alpen (Steiermark) durchgeführt. Für jede Infiltrationsprobe wurden stets mehrere Blätter möglichst gleichen Alters von Pflanzen derselben Lokalität verwendet. In den nachfolgenden Tabellen ist die Zahl der jeweilig untersuchten Blätter dem Infiltrationsbefund vorangestellt; der Ausdruck „6 (A_{2-3})“ soll somit besagen, daß sechs geprüfte Blätter eine ziemlich starke Infiltration mit Alkohol aufwiesen (vgl. pag. 101). Um Selbsttäuschungen tunlichst zu vermeiden, wurden die Beobachtungen an einer Pflanze nicht in bestimmter Reihenfolge etwa nach abnehmender Helligkeit am Standorte vorgenommen; die Beobachtungen wurden vielmehr absichtlich in der Regel auf mehrere Tage verteilt und unter ziemlich wechselnden Bedingungen durchgeführt; es wurde nur vermieden, Pflanzen von besonders feuchten oder trockenen Standorten zum Vergleiche heranzuziehen[1].

(Siehe Tabelle pag. 115.)

Ein Blick auf die Tabellen zeigt einen unverkennbaren, weitgehenden Parallelismus zwischen Lichtstärke und Infiltrationsmöglichkeit des Blattes; sie nimmt mit steigernder Lichtintensität dauernd oder wie bei Vacc. Myrt. bis zu einem Optimum zu, um bei weiterer Zunahme der Beleuchtungsstärke wieder abzusinken. Ich betone nachdrücklich, daß von einem auch nur geringfügigen „Welken“ in keinem Fall die Rede war, daß somit in Übereinstimmung mit Leitgeb und im Gegensatz zu Schwendener und Schellenberg im turgeszenten Zustande des Blattes bei voller Beleuchtung eine Verengerung der Zentralspalte in gewissen Fällen — in erster Linie wohl bei Schattenpflanzen — beobachtet werden kann. Es ergibt sich somit für diesen Fall — wir werden später noch andere Beispiele kennen lernen — ein Optimum der Lichtintensität für die Öffnungsbewegung der Stomata. Es is

1) Die meisten Beobachtungen wurden zwischen 10h 30 a. m. und 2h p. m durchgeführt, zu einer Zeit also, wo erfahrungsgemäß die Stomata ihre unter de obwaltenden Verhältnissen maximale Öffnungswerte aufweisen.

Vaccinium Myrtillus L.

Prot.	Datum und Stunde	rel. Feuchtigkeit %	Temp. °C	Beleuchtung t sec[1])	Infiltrationsbefund	Anm.
2 bα	1. VIII.; 10^h 45	68	20	28	8 (A_2)	
aα	15. VII.; 1^h 45	59	20	30	A_0; B_1	Sämtl. ausgewachsene Bl. eines Exemplars
fγ	20. VIII.; 11^h 30	?	?	37	12 (A_{3-2})	
bβ	1. VIII.; 10^h 45	68	20	70	7 (A_3) 8 (A_3) 7 (A_{3-2})	Drei verschiedene Individuen an derselben Lokalität
aβ	15. VII.; 1^h 45	68	20	85	A_3 od. A_{3-2}	Sämtl. ausgewachsene Bl. eines Exemplars
cα	3. VIII.; 11^h 30	47	20	95	14 (A_3)!	
bγ	1. VIII.; 10^h 45	58	20	96	14 (A_3)!	
aγ	15. VII.; 1^h 45	59	20	165	A_3!	Sämtl. ausgewachsene Bl. eines Exemplars
bε	1. VIII.; 10^h 45	58	20	300	12 (A_{2-3})	
bδ	1. VIII.; 10^h 45	58	20	300	14 (A_2)	
eγ	17. VIII.; 11^h	68	13,6	540	12 (A_{2-3})	
cβ	3. VIII.; 11^h 30	47	20	600	17 (A_2)	
eβ	17. VIII.; 11^h	68	13,6	600	10 (A_2)	
cγ	3. VIII.; 11^h 30	47	20	840	12 (A_1)	
fβ	20. VIII.; 11^h 30	?	?	960	12 (A_{0-1})	
fα	20. VIII.; 11^h 30	?	?	1140	12 (A_0)	
cδ	3. VIII.; 11^h 30	47	20	1200	8 (A_1) 10 (A_0)	Zwei verschiedene Individuen
d	3. VIII.; 5^h 30	46	19	1380	14 (A_0); B_{0-1}	

1) Vgl. Anm. 1 auf pag. 111.

Vaccinium vitis idaea L. [1]).

Prot.	Datum und Stunde	rel. Feuchtigkeit %	Temp. °C	Beleuchtung t^{sec}	Infiltrationsbefund vorjährige Bl.	Infiltrationsbefund diesjährige Bl.
6 b α	1. VIII.; 10^h 45	58	20	28	4 (A_{3-2}) 5 (A_3) 6 (A_3)	12 (A_1) 12 (A_1) 16 (A_1)
c α	3. VIII.; 11^h 30	47	14,4	95	7 (A_{2-3})	6 (A_1) untere Bl. 2 (A_2) mittlere „ 15 (A_0) obere „
b γ	1. VIII.; 10^h 45	58	20	96	6 (A_{2-3}) 6 (A_2)	12 (A_0) 15 (A_0)
b ε	1. VIII.; 10^h 45	58	20	300	8 (A_1)	8 (A_0)
b δ	1. VIII.; 10^h 45	58	20	300	8 (A_0) 8 (A_0)	8 (A_0) 12 (A_0)
e β	17. VIII.; 11^h	68	13,6	600	4 (A_1): 2 (A_0) 5 (A_1)	10 (A_0) 8 (A_0)
e α	17. VIII.; 11^h	68	13,6	780	6 (A_{0-1})	8 (A_0)
c γ	3. VIII.; 11^h 30	47	20	840	7 (A_0)	12 (A_0)
d	3. VIII.; 5^h 30	46	19	1380	9 (A_0; B_0)	12 (A_0; B_0)

Melampyrum silvaticum L.

Prot.	Datum und Stunde	rel. Feuchtigkeit %	Temp. °C	Beleuchtung t^{sec}	Infiltrationsbefund
3 g α	3 VIII.; 11^h 30		20	95	A_3 (sämtliche Bl.)
i α	22. VIII.; 10^h		12	420	24 (A_3)
i β	22. VIII.; 10^h		12	480	6 (A_{2-3})
g β	3. VIII.; 11^h 30		20	600	7 (A_2)
i γ	22. VIII.; 10^h		12	600	6 (A_2) mittlere Bl. 3 (A_1) oberste „
h	3. VIII.; 5^h 30		19	1380	6 (A_0)

1) Zwei Beobachtungen fielen aus unbekannten Gründen ganz aus der Reihe heraus; sie wurden in dieser Tabelle nicht aufgenommen. Es ergab sich nämlich

entsprechend der Beleuchtung $t = 70^{sec}$ für { vorjährige Bl.: (14) A_1 ; diesjährige „ (22) A_0 }

„ „ „ $t = 540^{sec}$ „ { vorjährige „ (7) A_2 ; diesjährige „ (15) A_0 }

begreiflich, daß ein solches Optimum für die an schwache Intensität angepaßten Pflanzen eher zu erwarten ist als bei typischen Sonnenpflanzen; dementsprechend finden wir auch bei der durch höheren Lichtgenuß charakterisierten V. vitis idaea eine maximale Infiltration bei höheren Lichtstärken. In der Nähe des Lichtgenuß-Minimums ist eine Infiltration mit Alkohol überhaupt nicht mehr möglich, womit aber natürlich nicht gesagt sein soll, daß hier die Stomata dauernd und vollständig geschlossen wären; jedenfalls ist aber die Spaltweite relativ eine sehr geringe, vorausgesetzt, daß nicht andere Faktoren als das Licht gelegentlich eine Erweiterung des Spaltes veranlassen.

Die Untersuchungen an Vaccinium vitis idaea lassen ferner die interessante Tatsache erkennen, daß die Blätter der diesjährigen Triebe, obgleich sie zumeist schon ihre definitive Größe erreicht hatten, ihre Stomata nur unter den günstigsten Bedingungen öffneten, so daß die Regulation der Spaltweite hauptsächlich den vorjährigen Blättern zufällt[1]).

Da schon diese Versuche, welche an verschiedenen Tagen, also unter recht verschiedenen Bedingungen durchgeführt wurden, eine unverkennbare Abhängigkeit der Infiltration von der Beleuchtungsstärke erkennen ließen, war zu erwarten, daß diese Beziehung noch deutlicher hervortreten wird, wenn die Beobachtungen an demselben Tage innerhalb einer kürzeren Frist durchgeführt würden, wodurch eine größere Konstanz der in Betracht kommenden Faktoren gewährleistet wäre. Die Erwartungen wurden auch nicht getäuscht, wie aus nachstehenden Beispielen erhellt.

(Siehe Tabelle pag. 118.)

Auch in diesen Fällen tritt die Beziehung zwischen Beleuchtungsstärke und Spaltweite (genauer gesagt „Infiltrationsgröße") deutlich zutage; Knautia, eine den Waldesschatten bevorzugende Pflanze, zeigt in Übereinstimmung mit den früheren Ausführungen eine Abnahme der Infiltration bei allzu hoher Lichtintensität. Das Lichtoptimum für die Öffnung der Stomata liegt somit bei den einzelnen Pflanzen verschieden hoch.

Die Befunde an Knautia und Homogyne gewähren überdies einen gewissen Einblick in den Regulationsvorgang. Die einzelnen Blätter derselben Pflanze verhalten sich unter denselben Umständen verschieden.

[1]) Gerade das entgegengesetzte Verhalten zeigen nach den Beobachtungen Neger's die Koniferen, bei welchen die Stomata einjähriger Nadeln die größere Beweglichkeit besitzen.

Knautia dipsacifolia (Host.) Gren et Godr. (Wurzelblätter). Serie 19.

Prot.	Datum	rel. Feuchtigkeit und Temp.	Beleuchtung t sec	Infiltrationsbefund
19c α	25. VII., p. m.	46 %; 21.5°	64	alte Bl. A_0 mittlere „ A_0 junge „ A_0
β	25. VII., p. m.	46 %; 21.5°	117	alte „ A_1 mittlere „ A_{1-2} junge „ A_0
γ	25. VII., p. m.	46 %; 21.5°	145	alte „ A_1 mittlere „ A_1, A_{1-2} junge „ A_0
δ	25. VII., p. m.	46 %; 21.5°	350	alte „ A_1 (B_{2-3}) mittlere „ A_1 (B_1) junge „ A_0 (B_0)
ε	25. VII., p. m.	46 %; 21.5°	480	alte „ A_1 mittlere „ A_{1-2} junge „ A_{0-1}
ζ	25. VII., p. m.	46 %; 21.5°	1020	alte „ A_0 (B_0) mittlere „ A_0 (B_1) junge „ A_0 (B_1)

Carlina acaulis L. Serie 23.

Prot.	Datum	rel. Feuchtigkeit und Temp.	Beleuchtung t sec	Infiltrationsbefund
23b α	25. VII., p. m.	46 %; 21.5°	55	A_2 (alle ausgewachsenen Bl.)
β	25. VII., p. m.	46 %; 21.5°	84	A_2 „ „ „
γ	25. VII., p. m.	46 %; 21.5°	350	A_1 „ „ „
δ	25. VII., p. m.	46 %; 21.5°	480	A_1 „ „ „
ε	25. VII., p. m.	46 %; 21.5°	1020	A_{0-1} „ „ „
ζ	25. VII., p. m.	46 %; 21.5°	1500	A_0 „ „ „

Homogyne alpina (L.) Cass.[1]. Serie 24.

Prot.	Datum	Stunde	rel. Feuchtigkeit und Temp.	Beleuchtung t sec	Infiltrationsbefund
24a α	Anf. Juli	1h 45	59 %; 20°	30	Bl. 1 A_1 „ 2 A_2($-_3$) „ 3 A_3 „ 4 (jüngstes Bl.) A_1
β	„ „	1h 45	59 %; 20°	85	„ 1 A_2 „ 2 A_2 „ 3 A_2 „ 4 A_2 „ 5 A_0 „ 6 A_0
γ	„ „	1h 45	59 %; 20°	165	„ 1 A_0 „ 2 A_2 „ 3 A_1 „ 4 A_0 „ 5 A_0
δ	„ „	1h 45	59 %; 20°	387	sämtliche Bl. A_0

1) Zur Untersuchung gelangten jedesmal sämtliche Blätter eines Individuums. Mit 1 ist stets das älteste Blatt bezeichnet.

Immer sind es, normale Bedingungen vorausgesetzt, die Blätter mittleren Alters, welche auf Beleuchtung am stärksten reagieren, d. h. eine gegenüber älteren und jüngeren Blättern geförderte Infiltration erkennen lassen.

Da mir eine Kontrolle der mit Hilfe der Infiltrationsmethode gewonnenen Ergebnisse wünschenswert schien, habe ich wenigstens in einem Falle, nämlich bei Impatiens parviflora den Spaltzustand in Abhängigkeit von der Lichtintensität mikroskopisch untersucht. Die genannte Pflanze, welche in den hiesigen Gärten überall verwildert, stand mir stets frisch und reichlich zur Verfügung. Während ich die von verschieden hellen Lokalitäten stammenden Pflanzen mikroskopisch untersuchte, die mir nach dem Ausnehmen aus dem Boden sogleich in Wasser eingestellt überbracht wurden, was nur wenige Minuten in Anspruch nahm, ermittelte mein Assistent, Herr Dr. Fr. Weber, die Lichtintensitäten der betreffenden Standorte, von denen ich erst nach Ablauf der Versuchsserie Kenntnis nahm.

Die Spaltweite wurde immer an einer größeren Zahl von Spaltöffnungen aus der breitesten Region des Blattes ermittelt. Ich gebe nicht nur den Mittelwert, sondern auch die Einzelmessungen (in Teilstrichen des Okularmikrometers) wieder, da sie zeigen, innerhalb welcher Grenzen die Spaltweiten ein und desselben Blattes schwanken. Die in den Tabellen gebrauchte Bezeichnung $(m)_n$ bedeutet, daß bei n-Spaltöffnungen hintereinander dieselbe Spaltweite von m-Teilstrichen ermittelt wurde.

(Siehe Tabelle pag. 120.)

III. Verhalten der Stomata bei Lichtentzug.

Schon Leitgeb machte die Beobachtung, daß sich die Stomata gewisser Pflanzen in der Nacht nicht zu schließen vermögen, was von Schwendener u. Schellenberg jedoch auf Beobachtungsfehler zurückgeführt wurde. Nach beiden Forschern bewirkt vielmehr die nächtliche ebenso wie die künstliche Verdunklung ausnahmslos einen Verschluß der Stomata. Eine wiederholte, mit verschiedenen Methoden durchgeführte Untersuchung von seiten einer ganzen Reihe von Autoren, wie Stahl, Darwin, Molisch und zuletzt Stein, hat jedoch zu einer Rehabilitierung Leitgeb's geführt. Stimmen die Angaben bezüglich der von verschiedenen Seiten als Ausnahmen namhaft gemachten Pflanzen zwar nicht immer überein, so steht es doch fest, daß manche Pflanzen wenigstens bei einer bestimmten, meistens nicht näher bekannten Bedingungskonstellation, ihre Stomata in der Nacht nicht schließen.

Impatiens parviflora. I.

Versuch am 30. V. 1913; t = 22°; rel. Feuchtigkeit 47%. Wolkenloser Himmel. Untersuchung an Blättern des ersten Nodus. Beginn 10h 30 a. m.

Beleuchtung t sec[1])	Zahl der Stomata		Zahl der offenen Stomata in %	Spaltweite	Mittlere Spaltweite
	offen	geschlossen			
7[2])	15	15	50	ca 0·8	ca. 0·8
7[3])	25	0	100	1·8, 1·2, 1, 0·8, 1·2, $(1)_2$, 0·8, 1·5, 1·4, 0·6, 1·4	1·14
45	25	0	100	$(2)_2$, 1·8, 2, 1·8, 2·2, 2, 2·4, 2·2, 2·8, 2, 1·8	2·08
135	14	25	35,9	1, 0·4, 0·2, 0·8, $(0·2)_2$, 0·6, $(0·4)_2$	0·46
204	5	34	12,8	ca. 0·2	ca. 0·2

Impatiens parviflora. II.

Versuch am 21. VI. 1913; t = 17°; trübes, feuchtes Wetter. Vor und nach dem Versuch anhaltender Regen. Blätter des ersten Nodus abgelöst; Untersuchung an Blättern des zweiten und dritten Knotens.

Beleuchtung t sec	Nr. des Knotens	Zahl der Stomata		Zahl der offenen Stomata in %	Spaltweite	Mittlere Spaltweite
		offen	geschlossen			
26	II.	25	0	100	$(1·8)_2$, 1·4, $(1·2)_2$,2, 1·8, 2, 2·2, $(1·4)_2$,2	1·68
	III.	25	0	100	1·6, 2, 1·8, $(2·2)_2$, 2, 2·8, $(2·4)_2$, 1·6, 2·8, 1·6, 2·4, 2·8, 3	2·24
85	II.	25	0	100	1·8, 1·6, 1, 2, 2·6, 1·8, 1, 1·2, $(1·4)_2$, 2·4, $(1·8)_2$, 2·4	1·72
	III.	25	0	100	2·6, $(2·2)_2$, 1·8, 2·2, 2, 2·2, 2·6, 2·4,2, 2·6, 1·8, 2·2, 2·6	2·24
195	II.	25	0	100	2·2, 2·4, 1·6, 1·8, 1·6, 1·8, 1·2, 1·8, 1·2, 1, $(0·8)_2$, 2, 2·2	1·6
	III.	25	0	100	3, 2, 2·2, 2, 2·8, 2·6, 1, 1·6, $(2·4)_2$, 1·4, 2, $(2·8)_2$, 2, 2·4	2·21
475	II.	25	0	100	1·2, 1·8, $(0·8)_3$, 2, 0·8, 0·6, $(0·8)_2$, 1, 1·6, 0·8, 0·6, 1·2)	1·04
	III.	25	0	100	1·8, 0·8, $(1)_2$, 0·6, 1·8, $(1)_2$, 1·4, 0·8, 1·4, 1, 1·8	1·18

1) Vgl. Anm. 1 pag. 111.

2) Seit längerem besonnt.

3) Seit kurzer Zeit besonnt.

Impatiens parviflora. II (Fortsetzung).

Beleuchtung t sec	Nr. des Knotens	Zahl der Stomata		Zahl der offenen Stomata in %	Spaltweite	Mittlere Spaltweite
		offen	geschlossen			
545	II.	30	0	100	1, 1·4, $(1)_2$, $(1·4)_2$, 1·2, 0·2, 0·4, 1·6, 0·8, 1, 1·6, 0·6, 1, 0·6	1·01
	III.	25	0	100	1, 1·2, 0·8, 1·6, 0·8, 1·4, 1, 1·2, 0·6, 0·8, $(1)_2$	1·03
710	II.	30	6	83,3	$(0·6)_2$, $(0·2)_6$, 0·4, $(0·6)_2$, 1·8, 0·2, 0·4, 0·2, 0·4	0·44
	III.	25	1	96	$(0·4)_2$, $(0·6)_3$, $(0·8)_2$ 0·2, 0·6, 0·8	0·58

Impatiens parviflora. III.

Versuch am 8. VII. 1914; t = 17,5°; rel. Feuchtigkeit 86 %. — Pflanzen in Blüte. Zur Untersuchung kommen Blätter verschiedenen Alters.

Beleuchtung t sec	Nr. des Blattes [1]	Zahl der Stomata		Zahl der offenen Stomata in %	Spaltweite	Mittlere Spaltweite
		offen	geschlossen			
15	4	11	30	26,8	$(0·2)_2$, $(0·6)_2$, 0·2, 0·6, 0·4, 0·2, 0·6, 0·8	0·44
	7	25	2	92,6	0·8, 1·2, $(2)_2$, 1·6, $(1·2)_3$, 0·8, 1·4, $(0·4)_3$	1·12
	9	25	0	100	0·4, 0·6, 1, 0·6, 1·4, 0·8, $(0·6)_3$, 1·6, 0·6	0·80
25	2	30	3	90,91	1·6, $(1)_2$, 0·6, $(1·2)_2$, 1, 0·4, 0·2, 1·4, 1·2, 0·8	0·96
	4	25	7	78,1	$(0·4)_4$, 0·2, $(0·4)_2$, $(0·6)_2$, 0·8, 1·4, $(0·8)_2$	0·58
	7	25	0	100	1, $(0·8)_2$, $(1·2)_2$, 0·6, 2, $(0·6)_3$, $(0·8)_3$	0·91
50	2	25	0	100	1·2, 1·8, 0·8, 1·2, 0·8, 1·4, 1, 1·4, $(0·6)_2$	1·08
	4	25	0	100	1·6, 1·2, 0·8, 1·2, 1, 0·8, $(1·2)_2$, 0·6, 1·2	1·08
	8	25	0	100	1·8, 0·6, 1·4, 1·2, 0·4, 1·8, 0·4, 0·8, 1·2, 1, 0·8, 1	1·03
170	a	25	0	100	2·8, 3, 1, $(2·6)_3$, 2·4, 3·2, 3, 2·6, 3	2·62
	b	25	0	100	2·4, $(2·8)_2$, 3·2, 2·4, 2, 3, 2, 2·6, 1,8, 2·2, 2·4	2·46
	c	25	0	100	1·8, 0·8, 1·8, 2, 2·2, 1·6, $(1·8)_2$, $(1·6)_2$, 1·8	1·71

1) Von unten nach oben gezählt.

Impatiens parviflora. III (Fortsetzung).

Beleuchtung t sec	Nr. des Blattes	Zahl der Stomata		Zahl der offenen Stellen in %	Spaltweite	Mittlere Spaltweite
		offen	geschlossen			
480	2	25	0	100	1·2, 1·8, 0·8, 1·2, 0·8. 1·4, 1, 1·4, $(0·6)_2$	1·08
	4	25	0	100	1·6, 1·2, 0·8, 1·2, 1, 0·8,, $(1·2)_2$, 0·6, 1·2	1·08
	8	25	0	100	1·8, 0·6, 1·4, 1·2, 0·4, 1·8, 0·4, 0·8, 1·2, 1, 0·8, 1	1·03
715	2	25	0	100	1, $(0·8)_2$, $(0·2)_3$, 0·8, $(6·6)_2$, $(0·8)_2$, $(0·6)_2$, 0·2	0·58
	4	25	0	100	0·4, 0·6, $(0·4)_2$, 0·8, 0·6, 0·2, $(0·4)_2$, 0·2	0·44

Dessen ungeachtet besteht aber meines Erachtens doch die Angabe Schwendener's zu Recht, daß „absolute oder auch nur relative" Dunkelheit zu einer Schließbewegung führt. Erstens sind die durch Lichtentzug geschaffenen Bedingungen nicht identisch mit den sich während der Nacht einstellenden komplizierten Bedingungskonstellationen, die aus sekundären Gründen einer Schließbewegung entgegenarbeiten können; zweitens tritt wohl auch nachtsüber stets eine Verengerung der Stomata auf, die allerdings in gewissen Fällen nicht bis zu einem „hermetischen" Verschluß fortschreitet. Nach Stein (l. c. pag. 58) bildet ein „völliger Spaltenverschluß überhaupt eine Ausnahme gegenüber vielen Modifikationen bei Abend eintretender Spaltenverengerung". Ebenso, wie wir bei nyktinastischen Bewegungen von „Öffnungs- und Schließbewegungen" ohne Rücksicht auf die dabei erreichte Bewegungsamplitude sprechen, müssen wir jede „Spaltverengerung" als „Schließbewegung" gelten lassen, gleichviel, ob der Verschluß ein vollkommener ist oder nicht, was ja vielfach von Konstruktionsdetails der Schließzellen und anderen sekundären Momenten abhängt. Vom biologischen Standpunkte ist es zweifellos von Interesse zu erfahren, daß nyktinastische Pflanzen nach Stahl und Stein ihre Stomata nachtsüber im Durchschnitt weniger vollkommen verschließen als Pflanzen ohne Schlafbewegungen. In bezug auf das physiologische Verhalten bilden aber solche Fälle keine Ausnahme. „Eine Verengerung der Spalten dagegen" — äußert sich Stein selbst (l. c. pag. 10) — „findet fast allgemein statt, sie ist nur mittels der Infiltrationsmethode nicht erkennbar." Nach unseren Erfahrungen wird somit ganz allgemein durch Verdunkelung eine Schließbewegung der Stomata eingeleitet.

Eine andere Frage ist es, ob sich Stomata bei konstanter Dunkelheit wieder zu öffnen vermögen. Die von mehreren Seiten vermutete Periodizität der stomatären Bewegung konnte bisher nicht erwiesen werden. Hingegen konnte Stein an einer Reihe von Pflanzen eine „starke Öffnungsbewegung am ersten Dunkeltage“ beobachten, die allmählich wieder rückgängig gemacht wird. Verfasserin läßt es unentschieden, ob diese Öffnungsbewegung als einmalige Nachwirkung des Lichtreizes am vorhergegangenen Tage aufzufassen ist oder ob andere Vorgänge dabei im Spiele sind.

Ich konnte im Sommer 1913, ehe mir die eben erwähnten Untersuchungen bekannt geworden waren, eine ähnliche Erscheinung an *Impatiens parviflora* durch direkte mikroskopische Untersuchung der Stomata feststellen. Ich gebe zur Illustration nur einen Versuch wieder.

Pflanze aus tiefem Schatten mit wenig Assimilaten; samt Wurzelsystem sorgfältig ausgenommen in Brunnenwasser übertragen und sofort in den Dunkelschrank eingebracht. Versuchsbeginn am 1. VII. p. m.

		Zahl der beobachteten Stomata:	
		offen	geschlossen
	Blatt I und II	2	25
	„ VI	0	25
	„ VIII	6	30
2. VII. a. m.	Blatt I, IV, VII, IX:	Stomata durchaus geschlossen	
3. VII. „ „	„ I, IV, VII, IX:	„ „ „	
4. VII. „ „	„ I: Blatt abgefallen,	Stomata geschlossen	
	IV	30 (weit offen)	5 geschlossen
	VII	25 „ „	12 „
	IX	10 „ „	25 „
5. VII. „ „	„ III, IV, VII: Bl. dem Vertrocknen nahe, zumeist geschl. Stom.		
	VIII	25 (weit offen)	0 geschlossen
	IX	25 „ „	0 „
	X[1])	30 „ „	4 „

6. VII. Sämtliche Blätter bis auf die beiden jüngsten (X und XI) abgefallen; Stomata an diesen fast durchaus geschlossen.

Die zunächst im Dunkeln sich schließenden Stomata waren somit am 3. Tage in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle weit geöffnet, ohne daß gegenüber den vorhergehenden Tagen in den äußeren Bedingungen eine wesentliche Veränderung vor sich gegangen wäre. Die hierdurch außerordentlich gesteigerte Transpiration führte zu einem vollständigen Vertrocknen der ausgewachsenen Blätter, die am folgenden Tage abgestoßen wurden, so daß nur mehr die im Wachstum befindlichen

1) Junges, kaum 2,5 cm langes, im Wachstum befindliches Blatt.

Blätter erhalten blieben, die ihre Stomata schlossen und sich in diesem Zustande noch viele Tage frisch erhielten.

Ich habe eine Reihe von derartigen Versuchen durchgeführt und insofern dasselbe Ergebnis erzielt, als stets im Dunkeln die Majorität der Stomata einzelner oder aller Blätter sich öffneten. Die Öffnungsbewegung setzte bisweilen schon am 2., bisweilen erst am 4. Tage ein. Wurde hingegen ein reich beblätterter Sproß abgeschnitten in Wasser eingestellt, so trat oft schon nach kurzer Zeit offenbar infolge ungenügender Wasserversorgung durch die Schnittfläche ein Welken ein; die Pflanze gewann ihren Turgor nicht wieder, die Stomata blieben in diesem Falle dauernd geschlossen; zur Öffnungsbewegung ist eben ein gewisser Turgeszenzgrad unerläßlich. Worauf die früher oder später im Dunkeln auftretende Öffnung der in Wasser eingestellten unversehrten Pflanzen beruht, vermag ich noch nicht anzugeben.

Von einer „Nachwirkung" des Lichtes kann in diesem Falle natürlich keine Rede sein, da die Öffnungsbewegung sich in der Regel erst nach mehrtägiger Verdunkelung, dann aber mit großer Intensität einstellte. Daß die Öffnung etwa passiv dadurch erfolgte, daß infolge Turgorverlustes der Epidermiszellen, der auf der Spaltöffnung lastende Gegendruck sinkt, ist ebensowenig anzunehmen; dagegen spricht unter anderem schon die Tatsache, daß sich die geöffneten Stomata beim Welken und — wenigstens an jungen Blättern — auch spontan unter gleichbleibenden Bedingungen wieder zu schließen vermögen. Ich führe daher die Öffnung der Stomata bei konstantem Lichtentzug auf tiefgreifende Stoffwechselveränderungen zurück, welche als Folge andauernder Verdunkelung zu erwarten sind[1]).

Ich glaube einstweilen nur beobachtet zu haben, daß der Zeitpunkt der Öffnung in einem Zusammenhange steht mit der vor dem Versuchsbeginn vorhandenen Quantität der Assimilate, doch bedarf die Erscheinung noch einer eingehenden Untersuchung. Aber schon die Tatsache an sich, daß unter Umständen geschlossene Stomata sich in konstanter Dunkelheit zu öffnen vermögen, scheint mir von Wichtigkeit zu sein, denn sie läßt unzweifelhaft erkennen, daß die Öffnungsbewegung der Stomata unabhängig vom Prozeß der CO_2-Assimilation vollzogen werden kann, während nach der herrschenden

---

1) Von der Erwägung ausgehend, daß vielleicht die Zunahme der Azidität des Zellsaftes dabei eine Rolle spielen könnte, veranlaßte ich eine systematische Untersuchung über Beeinflussung der Spaltöffnungsbewegung durch Säuren, die ihrem Abschlusse entgegen geht.

Anschauung die im Assimilationsprozeß gebildete osmotische Substanz allein zur Öffnung der Stomata zu führen vermag.

IV. Der Einfluß von CO_2 auf die Stomatärbewegung.

Die letzterwähnten Erfahrungen und andere Beobachtungen bestimmten mich, den Einfluß von CO_2 des näheren zu untersuchen.

„Schon aus der anatomischen Tatsache, daß die Schließzellen gewöhnlich Chlorophyll führen, die anderen Epidermiszellen aber nicht", sagt Schellenberg (l. c. pag. 174), „läßt sich vermuten, daß die Schließzellen selbständig assimilieren können und dadurch ihren Turgor zu verändern imstande sind. Schwendener hat, gestützt auf diese Tatsache, den Schließzellen allein die Fähigkeit zugesprochen, durch die Assimilation ihren Turgor zu verändern und damit selbständig die Bewegung der Spaltöffnungen herbeizuführen". Und er setzt weiter folgerichtig fort: „Ist diese Argumentation richtig, dann müssen die Spaltöffnungen in einer kohlensäurefreien Atmosphäre nicht mehr funktionieren, weil sie keine Kohlensäure mehr assimilieren können. Die Spaltöffnung muß also unter dieser Bedingung stets geschlossen sein".

Auch Kohl schließt sich dieser Auffassung an und äußert die Vorstellung, daß die Öffnung der Stomata nur durch den Unterschied im Chlorophyllbesitz der Schließzellen gegenüber den Epidermiszellen ermöglicht wird. „Enthielten die Epidermiszellen in gleicher Weise wie die Schließzellen Chlorophyll, so würden sich die Spalten nach Belichtung schließen müssen, wenn auch nur durch eine passive Bewegung der Schließzellen." Diese Vorstellung geht jedenfalls zu weit. Die an der erwähnten Stelle angeführten Beobachtungen an Pflanzen mit chlorophyllhaltigen Epidermiszellen, deren Spalten sich dementsprechend bei Belichtung schließen oder nur sehr schwach öffnen, beruhen wohl auf Irrtum. Ich habe von den dort namhaft gemachten Beispielen eine Anzahl selbst wiederholt untersucht — wie Impatiens, Melampyrum sp., Ranunculus Ficaria, Lamium purpureum und eine Reihe von Farnen — kann jedoch kein abnormes Verhalten im Lichte beobachten.

Um die Frage zu entscheiden, ob eine „Reizwirkung des Lichtes auf das farblose Plasma" die Öffnung der Spalten veranlaßt oder ob die durch die Assimilationstätigkeit der Chloroplasten gelieferte osmotische Substanz hierfür maßgebend ist, verglich Kohl das Verhalten chlorophyllhaltiger Schließzellen mit dem chlorophyllfreier im direkten Sonnenlichte. Zu den Versuchen dienten die Stomata weißgestreifter

Rassen von Evonymus japonicus und Oplismenus imbecillis, sowie die korollinischen Kelchblätter von Clerodendron Balfouri. Das „erwartete" Resultat ergab, „daß die Schließzellenbewegung bei Chlorophyllarmut eine sehr träge war, bei gänzlichem Chlorophyllmangel in den Schließzellen aber ganz ausblieb bei Belichtung". Ohne die Richtigkeit der Kohl'schen Beobachtungen zu bezweifeln, wird man ihnen doch keine sonderliche Beweiskraft zusprechen können, da ja mit dem Mangel an Chlorophyll auch andere abnorme Bedingungen verknüpft sein können, welche das Spiel der Spaltöffnungen beeinflussen.

Demgegenüber scheinen die Versuche Schellenberg's wesentlich beweiskräftiger. Er fand die Stomata von Iris germanica, Helleborus spc., Aconitum lycoctonum u. a. der Annahme entsprechend in CO_2-freier Atmosphäre geschlossen, während die gleichen Pflanzen, die sich in nicht CO_2-freier Atmosphäre befanden, ihre Spaltöffnungen geöffnet hatten (l. c. pag. 175).

Diese Versuche wurden denn auch in der Regel für beweiskräftig gehalten. So beruft sich etwa Schwendener-Holtermann auf sie, um daraus die Bedeutung der Stomata für die Assimilation zu deduzieren: „Zum Schlusse bemerke ich, daß die Aufgabe der Spaltöffnungen unzweifelhaft nicht — wie oft genug behauptet wird — darin besteht, die Transpiration zu regulieren; sie steht vielmehr im Dienste der Assimilation, deshalb schließen sie sich bei Mangel an Kohlensäure[1]" (l. c. pag. 93).

Leider sind die in dieser, wie wir sehen, prinzipiell wichtigen Frage entscheidenden Versuche bei Schellenberg in bedauerlicher Kürze wiedergegeben und lassen — wie schon Darwin hervorhob — Zweifel aufkommen, ob bei der gewählten Versuchsanordnung tatsächlich eine CO_2-freie Atmosphäre erzielt wurde. Es ist fraglich, ob der Luftstrom, der durch 2 Tage hindurch eine nur 10%ige KOH-Vorlage passierte, (die Beschaffenheit der Vorlage ist nicht angegeben) beim Eintritt in die Glocke, unter der die Pflanzen, d. h. abgeschnittenen Blätter und Zweige, untergebracht waren, seines CO_2-Gehaltes vollständig beraubt war und noch fraglicher, ob die produzierte Atmungskohlensäure durch einen langsamen Luftstrom aus der Glocke entfernt werden konnte. Da in der Glocke selbst für eine Absorption der Atmungs-CO_2 anscheinend nicht gesorgt war, halte ich sogar eine Anreicherung von CO_2 unter diesen Umständen nicht für ausgeschlossen.

---

1) Von mir gesperrt.

Die Schellenberg'schen Ergebnisse müssen heute um so mehr Bedenken erregen, als inzwischen Darwin allerdings bei anderen Pflanzen (Narcissus, Tropaeolum, Campanula und Taedia) gerade zum entgegengesetzten Resultate gelangte; die Stomata blieben bei Abwesenheit von CO_2 offen, während sie sich in einer Kohlensäureatmosphäre schlossen. Daß die differenten Ergebnisse in einem verschiedenen Verhalten der Versuchspflanzen beider Autoren begründet sind, ist wohl von vornherein kaum wahrscheinlich, eher ist die Methode hierfür verantwortlich zu machen.

Burgerstein äußert die Vermutung, daß der relativ kleine und normal immer vorhandene Kohlensäuregehalt der Luft keinen wesentlichen Einfluß auf den Öffnungszustand der Spaltöffnungen ausübt und daß daher, wenn belichtete Spaltöffnungen in normaler Luft sich öffnen, sie dies auch in einer kohlensäurefreien Atmosphäre tun (l. c. pag. 37). Vom Standpunkte Schwendener's müßte hingegen offenbar die gegenteilige Vermutung die größere Wahrscheinlichkeit für sich haben; ist doch die Produktion osmotischer Substanz in den Schließzellen, welche für die Öffnungsbewegung maßgebend sein soll, an die CO_2-Assimilation gebunden.

Einige gelegentliche Erfahrungen bestärkten jedoch meine Zweifel an der Richtigkeit dieser Anschauung.

Werden Blätter oder Blattfragmente, deren Stomata sich im Dunkeln geschlossen haben, völlig submergiert, so öffnen sich die Spalten auch bei weiterem Lichtentzuge ebenso wie beim Übertragen in helles Licht; die Öffnungsbewegung geht jedoch im Dunkeln wesentlich langsamer vor sich als unter Mitwirkung des Lichtes und führt nur zu einer geringen Spaltweite. Ein derartiger Versuch (vom 2. Juni 1913)[1], den ich zur Illustration anführe, ergab folgendes Resultat:

	Prozente der offenen Stomata	
	a) in direktem Sonnenlichte	b) im Dunkeln
nach 3 Min.	64,5	—
„ 5 „	—	0
„ 6 „	73,6	—
„ 10 „	100,0	8
„ 30 „	100,0	10

Das Ergebnis ist insofern bemerkenswert, als sich dabei der beherrschende Einfluß des Lichtes unter Bedingungen erkennen läßt, die

[1]) Die beiden Versuchsserien wurden unmittelbar nacheinander durchgeführt.

jedenfalls der CO_2-Assimilation durchaus ungünstig sind. Dieses prinzipiell wichtige Ergebnis findet eine weitere Stütze in dem nachfolgenden Versuche, der gleichfalls des öfteren mit ähnlichem Erfolge durchgeführt wurde.

Versuch vom 17. V. 1913.

Impatiens parviflora. Pflanze aus schwach diffusem Licht; Stomata geschlossen. Blätter submergiert: a) in normales (aq. font.), b) in ausgekochtes und filtriertes Brunnenwasser (aq. dec.) von gleicher Temperatur und sofort hellem Tageslichte ausgesetzt.

	Durchschnittliche Spaltweite:	
	a) in aq. font.	b) in aq. dec.
9 h 40 (Beginn)	—	—
10 h 10	1,2	0,82
11 h 20	1,38	0,82

Wegen zunehmender Infiltration der Interzellularen in aq. dec. Vers. abgebrochen.

Der Versuch läßt einen deutlichen Einfluß des Mediums auf die Spaltweite erkennen. Bei gleicher Beleuchtungsstärke ist die Öffnungsweite der Zentralspalte nach derselben Expositionsdauer in ausgekochtem Wasser beträchtlich geringer als in lufthaltigem Wasser. Welche Faktoren die Differenz bedingen, läßt sich aus diesem Versuche natürlich nicht entnehmen. Ich möchte zunächst nur die Tatsache hervorheben, daß im ausgekochten Wasser somit unter völligem oder jedenfalls fast vollständigem Ausschluß der Assimilationstätigkeit immerhin eine Öffnungsbewegung eingeleitet wurde, die — wie ich hinzufügen kann — bei Lichtabschluß jedenfalls beträchtlich geringfügiger ausfällt oder verzögert ist.

Zur Entscheidung der Frage wurden nachstehende Versuche durchgeführt.

1. Wirkung von CO_2-Entzug bei Lichtabschluß.

Die Versuchsanordnung war folgende: Nach Eintritt des Spaltverschlusses im Dunkeln (seltener nach erfolgtem Welken) wurde aus einem Interkostalraum eines ausgewachsenen Blattes ein Fragment ausgeschnitten und der Spaltzustand mikroskopisch kontrolliert. Hierauf wurde es in zwei gleiche Teile von ca. 16—25 mm^2 zerschnitten und jedes Blattfragment mit seiner Oberseite auf entsprechend größere Deckgläser aufgelegt, die mit einer doppelten Lage mit aq. dest. durchfeuchteten Filterpapiers bedeckt waren. Durch sanftes Andrücken wurde dafür gesorgt, daß die Blattoberseite innig dem feuchten Filterpapier anlag, während jede direkte Benetzung der Unterseite streng vermieden wurde. Die so adjustierten Deckgläschen wurden nun möglichst

schnell auf den abgeschliffenen und eingefetteten Rand zylindrischer Gläschen von ca. 6 cc, Inhalt aufgedichtet, die unmittelbar vorher einige Millimeter hoch mit destilliertem Wasser bzw. zur Absorption des CO_2 mit konzentrierter KOH gefüllt worden waren, worauf sie bis unmittelbar zur Untersuchung in den Dunkelschrank übertragen wurden. Zur mikroskopischen Prüfung wurden die Blattstückchen mit der Pinzette auf einen trockenen Objektträger übertragen. Sollte der Versuch fortgesetzt werden, was zumeist unterlassen wurde, so wurde das Filterpapier neuerdings befeuchtet und die KOH erneuert. Bei dieser Versuchsanstellung ließ sich allerdings eine ungleiche Luftfeuchtigkeit in den Parallelversuchen nicht vermeiden. Die konzentrierte Lauge bedingte natürlich, daß nicht nur CO_2, sondern auch Wasserdampf absorbiert wurde; das Filterpapier trocknete auch in diesem Falle sichtlich rascher aus. Die Bedingungen für eine Öffnungsbewegung der Stomata waren somit von vornherein für die Blätter im CO_2-freien Raum wesentlich ungünstiger.

Wie die nachfolgende Tabelle zeigt, war jedoch trotzdem die Öffnungsbewegung in der CO_2 -freien Atmosphäre stets begünstigt. Gewöhnlich ist nicht nur der Prozentsatz der offenen Stomata ein größerer, sondern auch die in gleicher Zeit erzielte Öffnungsweite eine ansehnlichere. Die Differenzen sind so augenfällig, daß etwaige Schätzungsfehler gar nicht in Betracht kommen.

(Siehe Tabelle pag. 130.)

Eine Serie derartiger Versuche, welche in dieser Zusammenstellung keine Aufnahme fanden, führte zwar zu dem gleichen Ergebnisse, konnten aber nicht als einwandfrei gelten. Ich hatte die Versuchsgefäße mit einer etwas zu reichlichen Wassermenge beschickt und das die Blattfragmente tragende Deckglas unmittelbar nach dem Eintragen eines Stückchens Ätzkali aufgelegt. Bei der Untersuchung zeigte sich, daß die Unterseite des Blattfragmentes von einigen alkalisch reagierenden Tröpfchen bedeckt war. Infolge der vorübergehenden starken Erwärmung bei der Lösung des Ätzkalis hatte sich offenbar Wasser kondensiert und bei dem energischen Lösungsprozesse waren Kaliteilchen mitgerissen worden. Es konnte somit der Einwand erhoben werden, daß auch in einigen der früheren Versuche, obgleich nur wenig Lösungsmittel geboten wurde, derselbe Übelstand aufgetreten sein könnte, die Öffnung der Stomata somit eine unmittelbare Wirkung der Alkaleszenz und nicht des CO_2-Entzuges wäre.

Prot.	Datum	Versuchsdauer Min.	normal			CO_2-frei		
			Zahl der offenen Stomata %	Spaltweite	Mittlere Spaltweite	Zahl der offenen Stomata %	Spaltweite	Mittlere Spaltweite
XB	31. V. 13. 9h 30 a. m.	30	39	$(0·2)_2$, 0·5, 0·2, 0·4, 0·2, 0·4	0.3	68	$(0·2)_2$, 0·4, 0·6. 0·4, 0·2, $(0·4)_2$, 0·6, $(0·4)_2$, 0·2, 0·6	0.38
XIV	31. V. 5h 10 p. m.	30	43	$(0·2)_2$, 0·6, $(0·2)_2$	0.28	94	$(1)_2$, $(0·6)_2$, 0·4, 0·8, $(0·4)_2$, 0·2, 0·8	0.62
XV	2. VI. 5h 17	30	68	$(0·2)_3$, $(0·4)_2$, $(0·2)_3$. $(0·4)_2$	0.28	88	1, 1·2, $(0·8)_2$, 1, 0·8, 1·4, 1, 0·8, 0·6, 1, 0·6	0.92
		40	58	0·6, 0·2, 0·4, $(0·2)_2$. $(0·4)_2$	0,32		vertrocknet	
		20	43	$(0.5)_2$, $(0·2)_3$, $(0·4)_2$	0.34	73	$(0·2)_3$, $(0·4)_2$, 0·8, 0·2, 1, $(0·2)_{10}$, $(0·4)_3$, 0·8	0.34
XVI	3. VI. 11h 30	25	25	0·4, 0·2, 0·6, $(0·2)_2$. 0·4	0.33	100	$(0·2)_4$, $(0·4)_5$, 0·8, 0·6, 0·8, $(0·4)_2$, $(0·2)_5$, 0·4, 0·8	0.38
		40	25	$(0·2)_2$, $(0·4)_3$, 1, $(0·2)_3$	0.36		vertrocknet	
XVII	3. VI. 11h 30	25	26	$(0·2)_4$, 0·6, 0·4, 0·2	0.29	87	0·4, $(0·2)_4$, 0·6, $(0·4)_4$, $(0·6)_2$, $(0·4)_2$, $(0·2)_2$	0.36
	3. VI. 11h 30	50	18	$(0·2)_2$, 0·4, $(0·2)_2$, $(0·4)_2$, $(0·2)_2$	0.27	100	$(0·4)_4$, 0·6, 0·4, 0·2, 0·4, 0·8, 0·6, $(0·4)_2$, 1, 0·4, 0·6, $(0·8)_2$, 1, 0·8, 1·2, 0·8	0.61
XX	5. VII. 5h 9	30	59	$(0·4)_4$, 0·6, 0·2, $(0·4)_2$, $(0·2)_2$, $(0·4)_3$, $(0·2)_3$	0.34	95	$(0·4)_2$, $(0·6)_2$, 0·8, $(0·2)_2$, $(0·4)_6$, 0·2, $(0·6)_2$, $(0·2)_3$, $(0·4)_2$, $(0,8)_2$, $(0·2)_2$, $(0·4)_2$, 0·6	0.42
XXII	6. VII. 10h 40	30	22	0·2, 0·4, 0·2, 0·4, $(0·2)_3$	0.26	68	1·2, $(0·4)_2$, 1, 0·4, 0·2, 0·4, 0·2, $(0·4)_3$, 0·2, 0·4	0.46
	6. VII. 11h 30	10	23	$(0·2)_4$, $(0·4)_2$, $(0·2)_2$, 0·4, $(0·2)_3$	0.25	71	$(0·6)_2$, 0·2, 0·4, $(0·2)_4$, 0·6, 0·2, $(0·4)_2$	0.35
	6. VII. 11h 30	20	18	$(0·2)_3$, $(0·4)_2$	0.28	94	0·8, 0·6, 0·4, 1, 0·6, 0·8, 0·4, 1·2, $(0·8)_3$, 0·6, 0·8, 1, 0·2	0.72

Infolgedessen habe ich noch eine Versuchsserie durchgeführt, bei der wieder an Stelle des festen Ätzkali eine konzentrierte KOH-Lösung in Anwendung kam, die sich vorher zuverlässig auf Zimmertemperatur abgekühlt hatte; überdies überzeugte ich mich stets am Ende des Versuchs von der neutralen Reaktion der Filterpapierunterlage. Wie in den früheren Experimenten waren die über KOH befindlichen Objekte sichtlich gewelkt und oberflächlich vollkommen trocken.

Zum Versuche dienten Blattfragmente, die für jeden Parallelversuch demselben Interkostalstück der Lamina entnommen worden waren; die Stomata waren vor Versuchsbeginn durchaus geschlossen, die Versuche wurden bei Lichtabschluß durchgeführt. Das Ergebnis ist in nachstehender Tabelle wiedergegeben.

	Datum	Versuchsdauer Min.	normal			CO_2-frei		
			Zahl der offenen Stomata %	Spaltweite	Mittlere Spaltweite	Zahl der offenen Stomata %	Spaltweite	Mittlere Spaltweite
1	15. VII. a. m.	42	0	0	0	100	$(0.2)_3$, 0.4, $(0.2)_2$, $(0.4)_2$, 0.6, 0.2, $(0.4)_8$, 0.6, $(0.4)_4$	0.35
2	15. VII. a. m.	42	0	0	0	100	0.4, $(0.2)_2$, 0.6, $(0.4)_2$, $(0.6)_3$, $(0.2)_5$, 0.6, 0.4	0.37
3	15. VII. a. m.	43	0	0	0	79.5	0.8, 0.4, $(0.8)_2$, $(0.4)_4$, $(0.6)_3$, 0.4	0.55
4	15. VII. a. m.	43	0	0	0	90.9	$(0.6)_2$ 0.8, $(0.4)_5$, 0.6, $(0.4)_2$, 0.6, $(0.4)_2$, 0.6	0.48
5	15. VII. a. m.	52	0	0	0	89.3	0.6, 0.4, 0.2, $(0.4)_2$, $(0.2)_2$, $(0.4)_2$, $(0.6)_3$, $(0.4)_2$, $(0.2)_2$	0.39
6	15. VII. a. m.	52	0	0	0	100	$(0.4)_2$, $(0.2)_2$, $(0.4)_3$, $(0.2)_2$, 0.4, $(0.6)_2$, 0.2, 0.4, $(0.2)_3$	0.33

Das Ergebnis dieser mit der größten Vorsicht mit Blättern eines Individuums an demselben Tage durchgeführten Versuche ist völlig eindeutig und steht in voller Übereinstimmung mit den früheren Versuchen;

die Stomata hatten sich während der Versuchsdauer in „normaler“ Luft überhaupt nicht geöffnet.

Die Versuchsanordnung wurde noch in anderer Weise modifiziert. In dem basalen Teil einer umgewendeten Eprouvette, welcher mit feuchtem Filterpapier ausgekleidet war, wurde ein ca. 2,5 cm langer und 1 cm breiter Blattstreifen eingebracht und mit der Oberseite dem Filter leicht angedrückt; hierauf wurde ein etwa 5 ccm fassendes Glasröhrchen mit konzentrierter KOH-Lösung eingeschoben und durch ein feuchtes Filterröllchen in seiner Lage erhalten. Die so adjustierte Eprouvette wurde nun über Hg, das mit Wasser überschichtet war, aufgestellt. Der Parallelversuch wurde in gleicher Weise mit Hinweglassung des Absorptionsmittels durchgeführt. Trotz der Ätzkaliwirkung ließ sich der Raum bei dieser Anordnung konstant feucht erhalten. Nachstehend das Ergebnis der anfangs Juni (1913) durchgeführten Versuche:

Prot. Nr.	Versuchsdauer Min.	normal			CO_2-frei		
		Zahl der offenen Stomata %	Spaltweite	Mittlere Spaltweite	Zahl der offenen Stomata %	Spaltweite	Mittlere Spaltweite
1	40	12.3	ca. 0.2 - 0.4	ca. 0.3	57.78	$(0.4)_2$, $(0.2)_3$, 0.4, 0.6, $(0.4)_2$, $(0.6)_2$, 0.2, $(0.4)_2$, 0.8	0.41
2	50	0	0	0	78.9	0.4, 0.6, $(0.4)_2$, 0.2, $(0.6)_2$, 0.4, 0.8, 0.4, $(0.2)_2$, 1, $(0.8)_3$, $(0.6)_2$, 0.4, 0.8	0.55
3	60	10.9	$(0.2)_3$, $(0.4)_2$	0.28	68.9	1.4, 0.8, 0.6, 1.2, 1, 1.4, 1, 0.8, 0.6, 1, 1.2, 0.6, 1, 1.2	0.98
4	90	3.8	ca. 0.2	ca. 0.2	88.2	0.8, 0.6, $(0.8)_3$, $(0.6)_2$, 1.4, 1, 0.8, 0.6, 0.4, $(0.8)_2$, 1, 0.6, 0.8	0.78

Die Versuche führen somit zu dem übereinstimmenden Ergebnisse, daß bei Lichtabschluß die Öffnungsbewegung der Stomata durch CO_2-Entzug begünstigt wird. Die Begünstigung äußert sich sowohl in einer Zunahme der Pro-

zente geöffneter Stomata als auch in der Erzielung einer größeren Spaltweite innerhalb der gleichen Zeit.

2. Wirkung des CO_2-Entzuges im Lichte.

Im Gegensatze zu den Dunkelversuchen führten die im Lichte durchgeführten Versuche unter gleichzeitigem CO_2-Entzug zunächst wenigstens zu keinem eindeutigen Ergebnisse. In der Mehrzahl der Fälle war wohl auch hier bei CO_2-Mangel eine Begünstigung der stomatären Öffnung zu verzeichnen, doch fehlte es nicht an Ausnahmen. Unter diesen Umständen machte sich eben eine Fehlerquelle besonders fühlbar. Die über KOH aufgestellten Blattfragmente trockneten namentlich bei direkter Insolation allzuleicht aus; dazu kommt, daß mit fortschreitender Assimilation schließlich unter allen Umständen in dem dem Versuchsobjekt zur Verfügung stehenden beschränkten Luftvolumen eine CO_2-Abnahme eintreten muß.

Ich ersetzte daher für diese Versuche die KOH durch Barytwasser. Die Blattfragmente wurden wie gewöhnlich mit ihrer Oberseite auf ein mit durchfeuchtetem Filterpapier bedecktes, größeres Deckglas aufgelegt, das auf einem Glastischchen in eine Dose (von 130 ccm Inhalt) mit aufgeschliffenem Deckel gebracht wurde, deren Boden ½ cm hoch mit Wasser bzw. klarem Barytwasser bedeckt war. Das Ergebnis war nunmehr ein durchaus befriedigendes: auch im Lichte ist die Öffnungsgeschwindigkeit und Öffnungsweite der Stomata wenigstens anfänglich im CO_2-freien Raume gefördert, wie die folgende Zusammenstellung einer kleinen Zahl der durchgeführten Versuche ergibt.

	Datum (1914)	Versuchsdauer Min.	normal: % der offenen Stomata	normal: Mittlere Spaltweite	CO_2-frei: % der offenen Stomata	CO_2-frei: Mittlere Spaltweite
Geranium acutifolium	9. IV.	45	50	5[1])	70	8.7
Caltha palustris a	3. IV.	75	83	eben geöffnet	100	entschieden weiter
„ „ b	2. IV.	80	0	0	47	—
Rumex spc. . . . . a	3. IV.	75	100	9	100	12
„ „ . . . . b	11. IV.	75	100	8.5	100	10.6

1) In dieser und der folgenden Tabelle entspricht ein Teilstrich = 0.44 μ Okular-Schraubenmikrometer).

	Datum (1914)	Versuchsdauer Min.	normal		CO_2-frei	
			% der offenen Stomata	Mittlere Spaltweite	% der offenen Stomata	Mittlere Spaltweite
Helleborus niger a	22. V.	60	20	Spur	70	ca. 10
„ „ b	22. V.	60	30	—	60	—
Impatiens parvifl. a	23. V.	30	76	ca. 8	100	14
„ „ b	23. V.	60	90	10.8	100	12.4
„ „ c	24. V.	20	77	11.5	96	12.6
„ „ d	14. VII.	42	80	8.3	100	9.8
„ „ e	14. VII.	?	98	6.3	100	7.8
„ „ f	15. VII.	45	80.6	5.7	100	7.8
„ „ g	15. VII.	60	67.9	5.5	100	8.3
„ „ h	15. VII.	7	0	0	0	0
		12	55	5 9	0	0
		17	81	10	50	7.6
		25	100	10	62	6.8

Die hier angeführten Versuche wurden in verschieden starkem diffusen Lichte durchgeführt mit Ausnahme der Impatiens-Versuche *d* und *h*, welche direkter Insolation ausgesetzt wurden; trotzdem war auch hier derselbe Effekt des CO_2-Entzuges zu beobachten.

Um dem Einwande zu begegnen, daß sich Blattfragmente in dieser Hinsicht abnorm verhielten, führte ich zur Ergänzung einige Versuche an bewurzelten Pflanzen durch; ich wählte hierzu Topfflanzen von Tropaeolum maius, welche nach vorhergehender Verdunkelung unter geräumige, gut aufgeschliffene Glasglocken gebracht wurden, deren Innenwand zu zwei Dritteln mit feuchtem Filterpapier ausgekleidet war; unter die Glocke wurde gleichzeitig eine Kristallisierschale mit frisch bereiteter konzentrierter KOH bzw. Wasser eingebracht.

(Siehe Tabelle pag. 135.)

Nach Erneuerung der KOH wurden die Pflanzen neuerdings 16 Stunden verdunkelt und hierauf 1 Stunde ziemlich schwach diffusem Lichte ausgesetzt. Die Differenzen waren jetzt nicht so auffällig, aber immerhin unverkennbar im gleichen Sinne ausgefallen; wieder war die Öffnung im CO_2-freien Raume begünstigt. Doch nicht darauf kommt es in erster Linie an, sondern auf die Tatsache, daß bei Sistierung oder doch starker Beeinträchtigung der CO_2-Assimilation eine Öffnung der Stomata überhaupt einzutreten vermag.

Während bisher gezeigt werden konnte, daß CO_2-Entzug die Öffnungsbewegung der Stomata wesentlich begünstigt, konnte umgekehrt

Versuch: 4 Pflanzen durch 17 Stunden verdunkelt; 3 davon 7 weitere Stunden im dunkeln, CO_2-freien Raume; hierauf 30 Minuten insoliert.

	Versuchs-dauer	normal		CO_2-frei	
		Öffnungszustand	Spalt-weite [1])	Öffnungszustand	Spalt-weite [1])
mittleres Blatt	30 Min.	—	—	durchaus offen	19
„ „	35 „	durchaus geschlossen	0	—	—
jüngeres „	35 „	zum Teil offen	6	—	—
„ „	40 „	—	—	durchaus offen	10.8
älteres „	50 „	—	—	„ „	17.5
„ „	50 „	geschlossen	0	—	—
„ „	60 „	—	—	„ „	12.5
jüngeres „	70 „	Maiorität offen	11	—	—

bereits Darwin nachweisen, daß in CO_2-Atmosphäre die Öffnung der Spaltöffnungen unterbleibt. Man kann sich leicht von der Richtigkeit dieser Beobachtung in verschiedener Weise überzeugen.

Zunächst wurden Blattfragmente mit geschlossenen Stomata wie gewöhnlich adjustiert in der Gaskammer einem kontinuierlichen Strome gewaschener feuchter CO_2 ausgesetzt. Nach $^3/_4$ Stunden war weder im Dunkeln noch im diffusen Lichte eine Spalte offen, während in einem im Lichte gleicher Intensität durchgeführten Parallelversuche 90% Stomata eine ansehnliche Öffnung aufwiesen.

Derselbe Effekt läßt sich sehr bequem auch in der Weise erzielen, daß Blätter oder Blattfragmente in mit CO_2-übersättigtem Wasser submergiert werden. Daß hierdurch nicht etwa die Stomata in einen Starrezustand versetzt werden, geht daraus hervor, daß nicht allein an geschlossenen Spalten die Öffnung unterbleibt, sondern daß offene Stomata sich unter denselben Bedingungen völlig oder doch fast völlig zu schließen vermögen, bei Übertragung in Brunnenwasser sich jedoch im Lichte sofort wieder öffnen.

Eine Hemmung der Öffnung tritt übrigens nicht erst in reiner CO_2-Atmosphäre ein; eine Anreicherung von CO_2 im geschlossenen Luftraum wirkt bereits mehr oder minder stark im gleichen Sinne;

---

1) Bei dem starken Schwanken der Spaltweite der Tropaeolum-Blätter machen die in dieser Kolonne angeführten Mittelwerte (aus 10 Messungen) durchaus keinen Anspruch auf Genauigkeit; die Größe der Differenz läßt jedoch ungefähr die auffälligen Unterschiede hervortreten, welche die mikroskopische Untersuchung aufweist.

ich habe jedoch bisher das Minimum des noch wirksamen Partialdruckes der Kohlensäure mangels geeigneter Apparatur nicht ermittelt.

Im Anschluße an diese Beobachtungen ist noch eine Frage zu erörtern, welche zur Beurteilung der Versuche über die Wirkung des CO_2-Entzuges von Wichtigkeit ist. Ist es tatsächlich der Entzug von CO_2, welcher die Öffnung der Stomata fördert — wie ich bisher stillschweigend vorausgesetzt habe — oder vielmehr die unvermeidliche Anreicherung der Atmungskohlensäure, welche in den Parallelversuchen eine Verzögerung der Öffnungsbewegung bedingte. Ich glaube, daß diese letztere Eventualität von vornherein wenig Wahrscheinlichkeit für sich hat. Blattfragmente von nur wenigen (ca. 20—30) qmm, wie sie zumeist in den Versuchen Verwendung fanden, können innerhalb der relativ kurzen Versuchsdauer selbst intensive Atmung vorausgesetzt, unmöglich zu einer derartigen CO_2-Anreicherung in einem Versuchsraume von 6—130 cmm führen, daß ihre Wirkung sich in so auffälliger Weise dokumentieren würde. Zudem müßte mit zunehmender CO_2-Produktion eine Hemmung im Laufe des Versuchs immer deutlicher hervortreten, während tatsächlich die Öffnungsbewegung allmählich fortschreitet. Bei den im Lichte durchgeführten Versuchen kann zudem infolge der einsetzenden Assimilation von einer solchen CO_2-Anreicherung überhaupt keine Rede sein. Es spricht somit alles dafür, daß tatsächlich der Entzug von CO_2 für die Begünstigung der Öffnung der Stomata verantwortlich zu machen ist. Dabei handelt es sich natürlich um CO_2 doppelter Provenienz: um Luft-CO_2 und Atmungs-CO_2, die sich wenigstens bei den Dunkelversuchen zunächst im Interzellularensystem anhäuft aber auch bei geschlossenen Spaltöffnungen allmählich nach außen diffundiert. Da im CO_2-freien Raume die Diffusion begünstigt wird, so sinkt unter diesen Umständen somit auch der CO_2-Gehalt der Interzellularenluft. Ihre Zusammensetzung ist es meines Erachtens in erster Linie, welche das Spiel der Stomata wesentlich beeinflußt.

Schlußbemerkungen.

1. Wenngleich die Transpirationsgröße verschiedener Pflanzen anerkanntermaßen nicht als einfache Funktion von Spaltöffnungszahl und Spaltweite darstellbar ist (s. namentlich Renner), so ist es doch von Interesse und für das Verständnis des Transpirationsvorganges von Bedeutung, zu untersuchen, inwieweit Spaltweite und Verdunstungsgröße von denselben Bedingungen beeinflußt werden.

Ich habe schon an früherer Stelle die Beziehung zwischen Intensität der Transpiration und Regulationsfähigkeit der Stomata an Blättern verschiedenen Alters hervorgehoben und möchte an dieser Stelle in Kürze auf eine analoge Abhängigkeit hinweisen, die für das Verständnis der Transpirationsförderung durch das Licht von Bedeutung ist.

Was die Beziehung der Transpiration zum CO_2-Gehalt der umgebenden Atmosphäre betrifft, so stimmen alle Beobachtungen darin überein, daß CO_2-Entzug die Transpiration fördert, während umgekehrt zunehmender Gehalt an CO_2 eine Depression der Verdunstung bedingt. Ich verweise auf die Untersuchungen von Dehérain, Jumelle, E. und J. Verschaffelt, Barthélamy, Sorauer, Kohl und Dixon, welche in Burgerstein's bekannter Monographie der Transpiration eine eingehende Würdigung erfahren haben (l. c. pag. 104—114). Verschaffelt hat insbesondere nach Burgerstein (das Original ist mir leider unzugänglich) bereits nachgewiesen, daß die stärkere Transpiration in kohlensäurefreier Luft sich nicht nur während der Belichtung, sondern auch im Dunkeln einstellt. Diese Ergebnisse haben zur Aufstellung mancher Hypothesen Veranlassung gegeben, deren Unhaltbarkeit Burgerstein bereits zugunsten der Anschauung Wiesner's dargetan hat. Nach unseren Beobachtungen erklärt sich die Beeinflussung der Transpiration unter diesen Bedingungen vollkommen befriedigend aus dem Verhalten der Stomata, welche sich eben in CO_2-freiem Raume öffnen und dadurch die Transpiration vergrößern, während sie eine CO_2-Anhäufung mit der Schließbewegung beantworten, was naturgemäß eine Herabsetzung der Verdunstungsgröße zur Folge hat. Das zu lösende Problem hat dadurch eine Verschiebung erfahren; was der Erklärung bedarf, ist nicht die Veränderung der Transpirationsgröße, sondern die Turgeszenzänderung der Schließzellen in Abhängigkeit vom CO_2-Gehalt der Atmosphäre.

2. Nachdem gezeigt werden konnte, daß die Öffnungsbewegung der Stomata jedenfalls nicht direkt mit der CO_2-Assimilation zusammenhängt, erhebt sich die Frage, welche Rolle in diesem Falle dem konstanten Auftreten des Chlorophylls in den Schließzellen zuzuschreiben ist, insbesondere, ob es bei der Öffnungsbewegung im Lichte eine unmittelbare Rolle spielt. Ein bestimmtes Urteil läßt sich auf Grund der bisherigen Untersuchungen allerdings noch nicht gewinnen. Ich will mich daher nur darauf beschränken, auf einige Möglichkeiten hinzuweisen.

Nach meinen Beobachtungen wäre eine derartige Funktion wohl denkbar, müßte aber in einer anderen Richtung gesucht werden als

bisher. Es ist jedenfalls bemerkenswert, daß CO_2-Anhäufung in gleicher Weise wie Verdunkelung auf die Schließbewegung hinarbeitet, währen umgekehrt Belichtung und CO_2-Entzug gleichsinnig eine Öffnung bewirken. Unterdrückung der Assimilationstätigkeit infolge Lichtentzuges muß zu einer CO_2-Anhäufung in den Interzellularen und der Atemhöhle führen, wodurch die Schließbewegung gefördert wird; bei einsetzender Belichtung wird die CO_2-Assimilation zunächst, solange die Stomata noch geschlossen sind, auf Kosten der in den Interzellularen angehäuften CO_2 einsetzen. Die Assimilation wirkt somit in gleicher Weise wie CO_2-Entzug, wodurch die Öffnungsbewegung begünstigt wird. In diesem Falle würde die Anwesenheit von Chlorophyll in den Schließzellen wohl unmittelbar für den Öffnungsvorgang im Lichte von Bedeutung sein, jedoch nicht wegen der Bildung osmotischer Substanz, sondern wegen der Verminderung des angesammelten CO_2.

Dem Chlorophyll könnte jedoch auch noch eine andere Rolle zufallen. Es ist zu beachten, daß in der Regel nicht allein die Schließzellen, sondern alle Zellen, soweit sie die Atemhöhle begrenzen, durch den Besitz von Chloroplasten ausgezeichnet sind. Das Auftreten von Chlorenchym in der Umgebung der Atemhöhle ist namentlich dort auffällig, wo diese chlorophyllfreies Wassergewebe durchbrechen. Ich verweise z. B. auf die von mir näher studierten umfangreichen Atemhöhlen der Bromeliaceen, die allseits von chlorophyllführendem Parenchym umsäumt und durchzogen werden (l. c. pag. 342). Die Assimilationstätigkeit kann somit schon im Bereich der Atemhöhle vor sich gehen und setzt bereits am äußersten Ende des Durchlüftungssystems in den Schließzellen ein; dadurch aber wird schon an den beiden Enden der Zentralspalte ein Konzentrationsgefälle im CO_2-Gehalt hergestellt, welches die Diffusion der Luftkohlensäure in das Blatt begünstigt.

3. Noch eine andere Frage bedarf erneuter Untersuchung: die Beziehung zwischen Spaltbewegung und Lichtqualität. Durch die Untersuchungen Wiesner's, die durch eine Reihe anderer Autoren (näheres bei Burgerstein, pag. 95ff.) ihre volle Bestätigung fanden, wurde der sichere Nachweis erbracht, daß die Transpiration vorzüglich im blauen Lichte gefördert wird. Es muß daher sehr auffällig erscheinen, daß die Öffnungsbewegung der Stomata nach Beobachtung von Darwin (I) gerade umgekehrt durch die roten Strahlen begünstigt werden soll. Mir fehlt es derzeit an einer entsprechenden Apparatur, zur einwandfreien Lösung der Frage. Vorversuche unter Senebier'schen Glocken sprechen jedoch für eine Förderung der Öffnungsbewegung im stark

brechbaren Teile des Spektrums, was in gutem Einklange mit den Transpirationsbeobachtungen stehen würde. Die Differenzen sind jedoch zu geringfügig, als daß ich aus den vorläufigen Befunden ein sicheres Resultat deduzieren möchte. Ich beabsichtige gerade diese Frage mit Hilfe der so empfindlichen Porometermethode einer erneuten Untersuchung zu unterziehen.

Mit dem Nachweise der Inkongruenz der Bedingungen für die CO_2-Assimilation und die Öffnungsbewegung der Stomata im Lichte ist auch der Beweis erbracht, daß die zur Öffnung führende Turgorsteigerung nicht notwendig nur auf der Neubildung osmotischer Substanz im Assimilationsprozesse gewonnen werden kann. Es wäre verfrüht, ohne erneute, speziell auf diesen Punkt gerichtete, experimentelle Untersuchung eine Erklärung für die Turgorzunahme der Schließzellen im Lichte geben zu wollen. Vor allem fehlen noch Erfahrungen über das Verhalten Stärke führender und entstärkter Schließzellen. Jedenfalls liegt die Annahme nahe, daß die mit der Lichtintensität veränderlichen Turgorverhältnisse mit einer Veränderung der Plasmapermeabilität in innigem Zusammenhange stehen.

Die Ergebnisse sind jedoch auch in allgemeiner Hinsicht von Bedeutung. Während N. J. C. Müller in der Stomatärbewegung einen Reizvorgang erblickte, spricht ihr Schwendener den Charakter von Reizerscheinungen ab. „Denn die Veränderungen, welche das endosmotische Gleichgewicht stören, gehen langsam vor sich und können deshalb, auch wenn der Primordialschlauch selbst daran teilnimmt, den bekannten Reizerscheinungen bei Mimosa usw. nicht an die Seite gestellt werden; ich möchte sie daher lieber als gewöhnliche Wirkungen der Wärme, des Lichtes, der Verdunstung usw. bezeichnen, analog denen, welche auch in anderen parenchymatischen Zellen vorkommen.“ (Ges. Abh. I, pag. 66.) Heute wird man die Geschwindigkeit des Ablaufes eines physiologischen Prozesses wohl kaum mehr als Kriterium für den Reizcharakter gelten lassen; zudem ist die Reaktionsgeschwindigkeit auf Beleuchtungswechsel unter Umständen eine überraschend große, wie namentlich in neuerer Zeit aus den Porometerversuchen von Darwin und Pertz und Stein deutlich erhellt. Immerhin könnte man Schwendener's Auffassung beipflichten, wenn die Turgoränderungen, welche zur Bewegung des Schließzellenmechanismus führen, tatsächlich nur auf einer einfachen Anhäufung oder Ableitung osmotisch wirksamer Substanz beruhen würden. Mit Recht hat aber insbesondere Jost[1]) (l. c. pag. 60)

1) Haberlandt (l. c., pag. 407) nimmt zwar im Anschlusse an die Befunde Schellenberg's an, daß die osmotische Substanz, von deren wechselnder Menge

darauf hingewiesen, daß das Licht wohl auch als Reiz eine Rolle spielt: „Ganz gewiß wirkt aber das Licht auch noch mehr indirekt als „Reiz“ auf die Schließzellen ein“. . . . . „Auch hier“ (nämlich beim Spaltverschluß im Dunkeln) „wird man an eine Reizwirkung der Verdunkelung denken müssen, denn wenn einmal am Lichte osmotisch wirksame Substanzen gebildet worden sind, so können diese nach Aufhören der Beleuchtung nicht so rasch verbraucht werden, daß dadurch Spaltenschluß bedingt würde“. Meine Beobachtungen bedeuten, wie ich glaube, eine wesentliche Stütze dieser Auffassung, da gezeigt werden konnte, daß eine Öffnungsbewegung auch unabhängig von der Produktion osmotischer Substanz im Assimilationsprozesse stattfinden kann. Die von Intensität und Qualität des Lichtes abhängige Spaltöffnungsbewegung ist als typischer Reizvorgang aufzufassen. Ich verspreche mir daher von einer Untersuchung der stomatären Bewegungen mit Hilfe reizphysiologischer Methoden noch manche neue und interessante Ergebnisse.

Zusammenfassung.

1. Die Bewegungstätigkeit der Stomata ist bei gleichen äußeren Bedingungen und an ein und demselben Individuum je nach Alter, Lage im Blatt und spezifischen Bau verschieden.

a) Die Stomata jüngerer noch im Wachstum begriffener oder eben erst ausgewachsener Blätter sind, wenngleich sie ihre Beweglichkeit schon erreicht haben, wenigstens bei krautigen Pflanzen in der Regel geschlossen und öffnen sich nur unter besonders günstigen Bedingungen; erst die Stomata tiefer situierter Blätter funktionieren als empfindliche Regulatoren der Transpiration, während sie in höherem Alter bekanntlich wieder in einen $\pm$ starren Zustand übergehen.

b) An ein und demselben Blatte öffnen sich die in der Nähe der „Nerven“ situierten Stomata (vielleicht im Zusammenhange mit der an diesen Stellen geringeren Ausbildung der Interzellularen) schwieriger, als die über dem Mesophyll liegenden Spaltöffnungen.

2. Die Regulation der Transpiration eines Blattes wird nicht allein durch die jeweils erzielte Spaltweite, sondern auch durch die Zahl der sich an der Bewegung beteiligenden Stomata bestimmt.

---

die Turgeszenzänderungen und damit der Öffnungszustand der Stomata abhängt, vom Chlorophyllapparate der Schließzellen gebildet wird, betrachtet aber doch den Einfluß des Lichtes auf den Turgor der Schließzellen als Reizerscheinung.

3. Bei Chlorophytum Sternbergianum bewirkt eine Verletzung des Blattes durch Einschneiden oder Einstechen mit glühender Nadel eine sich mit großer Geschwindigkeit in der Längsrichtung des Blattes fortschreitende Öffnungsbewegung der Stomata.

4. Wasserverlust infolge Welkens führt wenigstens bei krautigen Pflanzen (von solchen mit Schwimmblättern abgesehen) ohne Ausnahme zu einem Spaltenschluß. Die bisher bekannten Fälle eines anscheinend abweichenden Verhaltens erklären sich daraus, daß bei einem allzu rapiden Wasserverlust, also unter abnormen Bedingungen, eine vorzeitige Schädigung des Spaltöffnungsmechanismus eintritt, bevor noch die Schließbewegung eingeleitet werden kann.

5. Zahl und Öffnungsweite der Stomata nimmt bei sonst annähernd gleichen Bedingungen mit steigernder Lichtintensität zu; für manche Pflanzen — speziell Schattenpflanzen — ließ sich ein Optimum der Beleuchtung ermitteln, deren Überschreitung einen Rückgang der Spaltweite zur Foge hat, ohne daß ein Welken des Blattes erkennbar wäre (vgl. Leitgeb).

6. Während Lichtentzug wohl ausnahmslos eine Schließbewegung veranlaßt, die allerdings nicht immer einen bis zum hermetischen Verschluß führenden maximalen Ausschlag aufweisen muß, kann andererseits bei konstanter Verdunkelung aus noch unaufgeklärten Gründen eine weitgehende Öffnung vor sich gehen, die nicht als „Nachwirkung" vorhergehender Belichtung (C. Stein) aufgefaßt werden kann.

7. Entzug von CO_2 bedingt oder fördert sowohl im Lichte als auch bei Lichtabschluß eine Öffnungsbewegung der Stomata; Anreicherung von CO_2 verzögert oder hemmt hingegen die Öffnungsbewegung selbst bei hinreichender Belichtung (vgl. Darwin). CO_2-Anhäufung in den Interzellularen infolge der Atmung wirkt somit wie Lichtentzug, CO_2-Verminderung bei einsetzender Assimilation wie Belichtung.

8. Die Öffnung der Stomata im Lichte ist jedenfalls nicht unmittelbar von der Produktion osmotischer Substanz im Chlorophyllapparate der Schließzellen infolge des Assimilationsprozesses abhängig, ebensowenig wie der Spaltverschluß durch Ableitung der Assimilate allein befriedigend erklärt werden kann (Jost). Die Stomatärbewegungen sind daher als typische Reizbewegungen aufzufassen.

Pflanzenphysiologisches Institut der Universität Graz, Juli 1914.

Literaturnachweis.

Burgerstein, A., Die Transpiration der Pflanzen. Jena 1904, Verlag Fischer.

Darwin, Fr., I. Observations of Stomata. Phil. transact. r. Soc. London, B. 1898, Vol. CXC, pag. 531.

Darwin and Pertz, II. On a new Method of Estimating the Apertura of Stomata. Proc. of the R. Soc. B. 1911, Vol. LXXXIV, pag. 136.

Dengler, C., Eine neue Methode zum Nachweis der Spaltöffnungsbewegung. Ber. D. botan. Ges. 1912, pag. 452.

Grafe, V., Gas- und Wasserbewegung in der Pflanze. In: Abderhalden, Handbuch der biochemischen Arbeitsmethoden 1913, und „Ernährungsphysiologisches Praktikum", Berlin 1914, pag. 418.

Haberlandt, G., Physiologische Pflanzenanatomie, IV. Aufl. Leipzig 1909, Verlag Engelmann.

Höhnel, Fr. v., Über den Gang des Wassergehaltes und der Transpiration bei der Entwicklung des Blattes. Wollny, Forschungen auf dem Gebiete der Agrikulturphysik 1878, Bd. I, pag. 299.

Holtermann, s. Schwendener-Holtermann.

Jost, L., Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, III. Aufl. Jena 1913, Verlag Fischer.

Kohl, F. G., Die Transpiration der Pflanzen. Braunschweig 1886.

Krutitzky, Beobachtungen über die Transpiration der Gewächse. [Vortrag.] Ref. in Botan. Zeitg. 1882, pag. 27.

Leitgeb, H., Beiträge zur Physiologie des Spaltöffnungsapparates. Mitteil. des botan. Instituts zu Graz, I, 4, pag. 125.

Linsbauer, K., Zur physiologischen Anatomie der Epidermis und des Durchlüftungsapparates der Bromeliaceen. Sitzungsber. d. Wiener Akad. d. Wiss., math.-naturw. Kl., Bd. CXX, Abt. I, pag. 319.

Lloyd, F. E., The Physiology of Stomata. Carnegie Institution, Washington 1908, pag. 1—142, Publ. 82.

Molisch, H., Das Öffnen- und Geschlossensein der Spaltöffnungen, veranschaulicht durch eine neue Methode (Infiltrationsmethode). Zeitschr. f. Bot. 1912, Bd. IV, pag. 106.

Müller, N. J. C., Die Anatomie und Mechanik der Spaltöffnungen. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. VIII, 1872, pag. 75.

Neger, Spaltöffnungsverschluß und künstliche Turgorsteigerung. Ber. d. D. bot. Ges. 1912, pag. 179.

Renner, Beiträge zur Physik der Transpiration. Flora 1910, Bd. C, pag. 451.

Schaefer, R. F. C, Über den Einfluß des Turgors der Epidermiszellen auf die Funktion des Spaltöffnungsapparates Inaug.-Diss., Berlin 1887.

Schellenberg, H. C., Beiträge zur Kenntnis von Bau und Funktion der Spaltöffnungen. Botan. Zeitg. 1896, I. Abt., pag. 181.

Schwendener, S., Über Bau und Mechanik der Spaltöffnungen. Monatsber. d. Berl. Akad. d. Wiss. 1881, pag. 833. — Ges. Abh., Bd. I, pag. 33, Berlin 1898, und „Zusatz" 1897, pag. 69.

Schwendener-Holtermann, Schwendener's Vorlesungen über mechanische Probleme der Botanik. Leipzig 1909, Verlag Engelmann.

Seeliger, R., Über den Verlauf der Transpiration in den verschiedenen Altersstadien des Blattes. Diss., Göttingen 1911.

Stahl, E., Einige Versuche über Transpiration und Assimilation. Botan. Zeitg. 1894, pag. 117.

Stein, E., I. Bemerkungen zu der Arbeit Molisch's. Ber. d. D. bot. Ges. 1912, pag. 66.

Dies., II. Über Schwankungen der stomatären Öffnungsweite. Inaug.-Dissertation, Weida i. Th. 1913.

Vouk, V., Ein verbesserter, neuer Wiesner'scher Insolator zur Bestimmung des Lichtgenusses. Ber. d. D. bot. Ges. 1912, Bd. XXX, pag. 391.

Ders., Die Methoden zur Bestimmung der chemischen Lichtintensität für biologische Zwecke. In: Abderhalden, Handbuch der biochemischen Arbeitsmethoden, Bd. VI, pag. 180.

Wiesner, J. v., I. Untersuchungen über den Einfluß des Lichtes und der strahlenden Wärme auf die Transpiration der Pflanzen. Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl. 1876, Bd. LXXIV, 1. Abt., pag. 54.

Ders., II. Der Lichtgenuß der Pflanzen. Leipzig 1907, Verlag Engelmann.

Zur Kenntnis der Struktur der Niederblätter und Hochblätter einiger Laubhölzer.

Von **Paul Neese** (Kiel). †

(Mit 11 Abbildungen im Text.)

Aufgabe.

Die folgende Untersuchung gilt zwei Fragen, die mehr formal als inhaltlich zueinander in Beziehung stehen. Beide Fragen hängen durch die Übereinstimmung des Materials und der Arbeitsmethode zusammen, da es sich in beiden Fällen um vergleichend morphologische und anatomische Untersuchung von Knospenschuppen und verwandten Blattformen an Sprossen von Laubhölzern handelt.

Die erste Frage, deren Beantwortung weniger Raum beansprucht, ging von folgenden Gesichtspunkten aus: Eine Reihe von Holzgewächsen zeigt eine Differenzierung in fertile und sterile Sprosse, die oft soweit geht, daß die Blütensprosse überhaupt keine Laubblätter ausbilden und sich mehr oder weniger frühzeitig vor den Laubsprossen entfalten. Diese Unterschiede beider Sproßarten machen sich bereits in Form und Größe der Winterknospe bemerkbar, wie dies jedem Gärtner bekannt ist: die Blütenknospen sind meist größer, eventuell auch anders geformt als die Laubknospen. Indessen genauer sind die morphologischen Verhältnisse beider Knospenarten meines Wissens noch nicht miteinander verglichen worden, und dies gilt noch mehr für die anatomischen Eigenschaften. Deshalb lag es nahe, an einer Reihe von Gewächsen beide Knospenarten nach diesen Gesichtspunkten vergleichend gegenüberzustellen. Die aufgefundenen Unterschiede drängten weiter die Frage auf, welche Beziehungen zwischen den Besonderheiten der Form und Struktur einerseits und den jeder Knospenart eigentümlichen Lebensbedingungen und Funktionen andererseits existieren.

Wesentlich ausgedehnter waren die Untersuchungen bei der zweiten Frage, die den inneren Bau der Knospenschuppen und vor allem der auf diese oft folgenden Übergangsblätter, daneben auch bestimmter hochblattartiger Formen zum Gegenstand hat. Wenn auch an den Laubsprossen der meisten Holzgewächse auf die Tegmente unmittelbar die Laubblätter folgen, wird doch in vielen Fällen der Übergang zu diesen durch besondere Blattgebilde vermittelt, die mit zunehmender Insertionshöhe reicher gegliedert und größer werden und

früher oder später in dem Laubblattypus endigen. Diese Zwischenformen haben von jeher das Interesse des Morphologen erregt, da sie besonders brauchbare Anhaltspunkte für die morphologische Wertung der Knospenschuppen liefern. Eine anatomische Untersuchung dieser Formen existiert, soweit ich sehen kann, nicht. Deshalb schien es von Interesse, die innere Struktur dieser Formen etwas eingehender zu behandeln, insbesondere zu verfolgen, in welcher Weise und nach welcher Gesetzmäßigkeit der Fortschritt der Gewebedifferenzierung innerhalb der Blattreihe sich vollzieht. Als besonderer Gesichtspunkt kam hierbei noch in Betracht, inwieweit sich beim Verfolg dieser Blätter sproßaufwärts etwa Beziehungen zwischen den einzelnen Gewebearten unter sich sowie zwischen dem inneren Bau und den äußeren Eigenschaften ergeben. Fernerhin galt es festzustellen, wie sich die Übergangsblätter in bezug auf gesetzmäßige Veränderungen bestimmter anatomischer Merkmale verhalten, wie sie neuerdings Nordhausen in Parallele zu den äußeren Formunterschieden beim Verfolg der Laubblattreihe von der Sproßspitze bis zur Basis fand, beispielsweise derart, daß bei bestimmten Laubsprossen der wellenförmige Verlauf der von der Fläche gesehenen radialen Epidermiswände sich graduell verstärkt. Lassen sich diese Gesetzmäßigkeiten weiterhin auch in der Zone der Zwischenformen verfolgen? Haben wir bei den jüngsten Knospenschuppen beginnend, eine kontinuierliche Reihe fortschreitender Umbildung der Struktur vor uns? Eigentlich sollte dies in Analogie zu den morphologischen Verhältnissen ohne weiteres erwartet werden. Tatsächlich ist dies durchaus nicht immer der Fall: nach der angeführten Gesetzmäßigkeit z. B. müßten die jüngsten Schuppen den stärksten Grad der Epidermiswellung aufweisen, während im Gegenteil ihre Epidermiswände vollkommen glatt verlaufen.

Im Prinzip haben ähnliche Fragen, wie sie soeben für die Blattgebilde der basalen Sproßpartien entwickelt wurden, auch Geltung für bestimmte hochblattartige Formen der oberen Achsenregion. Deshalb wurden auch diese in den Bereich der Untersuchungen gezogen.

I. Teil.

Vergleichende Untersuchungen an Laub- und Blütenknospen.

Die Bauverhältnisse der Knospenhülle sind in ihren wesentlichen Zügen hinreichend bekannt, es ist daher überflüssig, an dieser Stelle näher auf sie einzugehen. Die einzelnen Schuppen bestehen aus wenig differenziertem Gewebe mit einer meist derb ausgebildeten Epidermis und werden nur von primitiven Leitbündeln durchzogen. Genauere

Arbeiten über das Bild der Knospenhülle als Ganzen, Zahl, Anordnung, äußere Beschaffenheit und morphologischen Charakter der sie aufbauenden Einzelschuppen bei den einzelnen Gewächsen haben Henry, Feist, Goebel, Lubbock u. a. geliefert; sorgfältige Untersuchungen an dem inneren Bau der Tegmente haben Mikosch, Cadura, C. G. R. Schumann, Grüß u. a. ausgeführt.

Gegenstand der folgenden Untersuchung waren die Pflanzen: Salix Caprea, Ulmus effusa Willd., Magnolia speciosa, Hamamelis virginiana, Fothergilla involucrata, Fothergilla Gardeni, Parottia persica, Prunus avium, Daphne Mezereum, Cornus mas, sämtlich Pflanzen, die als Frühblüher, zum Teil als Winterblüher, bekannt sind. Die Knospen wurden durchweg in frischem Zustande während der Winterperiode untersucht, während welcher sie ja nur geringes Wachstum zeigen, zur Ergänzung und zum Vergleich in einigen Fällen auch im austreibenden Zustande.

1. Salix Caprea.

Die Hülle der Laub- und Blütenknospen wird von zwei transversal stehenden, reduzierten Blättern gebildet, die miteinander zu einer derben Kapuze von gelbbrauner Farbe verwachsen sind. Die Blütenknospe unterscheidet sich von der Laubknospe äußerlich durch ihren größeren Umfang. Dementsprechend sind auch ihre Hüllblätter größer als die der Laubknospe, jedoch von gleicher Dicke wie diese. Mit der größeren Breite der Blütentegmente korrespondierend erscheinen ihre Grundgewebezellen in der Querrichtung ein wenig mehr gestreckt als die der Laubtegmente. Alle ihre Zellen sind tot und enthalten braunen Inhalt, während in den Schuppen der Laubknospe allgemein die Desorganisation der Zellinhalte nicht so weit fortgeschritten und eine Bräunung der Zellinhalte nur in den Leitbündeln wahrzunehmen ist.

Die Luftspalten, die alle Knospenschuppen parallel zur Außenfläche durchsetzen, sind mit Kalziumoxalatdrusen angefüllt. Bemerkenswert ist hierbei, daß auf die Blattflächeneinheit beim Laubtegment dreimal so viel Drusen wie beim Blütentegment entfallen.

2. Ulmus effusa Willd.

Die Laubknospen sind spitz, die Blütenknospen hingegen rundlich und zugleich umfangreicher als jene. Die Tegmente beider Knospenarten unterscheiden sich nicht hinsichtlich ihrer Zahl, und auch ihre Größe, die mit der Insertionshöhe beträchtlich zunimmt, ist bei entsprechenden Tegmenten etwa gleich. Sie stellen Stipeln dar, von denen

die untersten 9—10 Paare verwachsen und zweizeilig angeordnet sind. Die obersten Tegmente zerfallen dann in ihre Stipelpaare, wodurch ihre zweizeilige Anordnung aufgehoben wird; zugleich hiermit treten in der Laubknospe die ersten Laubblattanlagen auf, während sich Blüten bereits in der Achsel des sechsten bis achten Blütentegments vorfinden.

Hinsichtlich ihrer Struktur zeigen die inneren Laub- und Blütentegmente einen bemerkenswerten Unterschied. Bei beiden Knospenarten sind zunächst die äußeren Schuppen in ihrer ganzen Ausdehnung verholzt und derb; bei der vierten oder fünften Schuppe tritt dann am Grunde eine hellere, zarte Zone auf, die um so größer ist, je höher die Schuppe inseriert ist, bis schließlich die letzten Schuppen auch an der Spitze kaum noch gebräunt erscheinen. Während nun die unverholzte Basalzone der inneren Laubtegmente relativ groß und saftig bleibt, zeigt sie bei den entsprechenden Blütentegmenten geringere Ausdehnung und ist mehr oder weniger vertrocknet. Vergleicht man beispielsweise die neunte Schuppe der Laubknospe mit dem neunten Blütentegment, so zeigt sich jene Schuppe in ihrer ganzen Ausdehnung ausgesprochen grün und saftig, während das Blütentegment oberhalb des bräunlichgrünen, basalen Teils einen breiten, verholzten Rand aufweist, der bis zur Mitte der Schuppe reicht.

Diese im Laufe des Winters festgestellten Unterschiede bedingen nun auch das verschiedene Verhalten beider Knospenarten beim Austreiben. Während die Laubtegmente vermöge der lebend erhaltenen grünen Basalzone nachwachsen und den jungen Sproß eine Zeitlang schützen, werden die Blütentegmente, bei denen ein Nachwachsen nicht stattfindet, durch die schwellenden Blütensprosse mechanisch nach außen gedrängt und abgebogen.

3. Magnolia speciosa.

Die endständigen Blütenknospen unterscheiden sich auf den ersten Blick durch ihren viel größeren Umfang von den Laubknospen. Als Knospendecke fungiert bei beiden Knospenarten eine einfache, ringsum geschlossene, sackförmige Hülle, die vollständig mit einem filzigen Haarkleid bedeckt ist. Ihrem morphologischen Charakter nach besteht diese Hülle in der Hauptsache aus den Nebenblättern eines Laubblattes, dessen Abbruchsnarbe man an der Knospenhülle auf einem verdickten Mittelstrange findet.

Mit dem größeren Umfang der Blütenknospe verbindet sich eine voluminösere Bauart ihrer Hülle. Dies tritt einmal schon darin zutage, daß die Blütenknospenhülle etwa anderthalbmal so dick wie die Hülle

der Laubknospe ist, beide an entsprechenden Stellen gemessen. Dann auch darin, daß auf den Blütenhüllen die Haare länger und von größerem Lumen als auf den Laubknospenhüllen sind. Bei beiden Knospenarten sind die Haare übrigens verholzt und ihre Zellinhalte abgestorben. Im Gegensatz zu der voluminösen Bauart der Blütenhülle besitzt die Laubknospenhülle eine gedrungene, feste Struktur. Dies zeigt sich im Querschnitt recht deutlich, wenn man die Außenseite der Knospenhüllen ins Auge faßt: in der Laubknospenhülle zeichnen sich die subepidermalen Zellschichten der Außenseite durch verdickte Wände und kleine Lumina aus, wohingegen die entsprechenden Zelllagen der Blütenhülle nur unverdickte Wände und relativ große Zelllumina aufweisen. Auch auf der Innenseite bemerkt man einen Strukturunterschied, der, allerdings weniger deutlich, den festeren Bau der Laubknospenhülle vor Augen führt. Allein am deutlichsten prägen sich sie Baueigentümlichkeiten in der Ausbildung, Zahl und Verteilung der Spikularzellen aus, die in Gestalt stark verholzter, verzweigter Sklerenchymzellen das Mesophyll durchsetzen. Diese sind in der Laubknospenhülle durchweg dickwandiger und engluminger, und ihre Zahl, auf die Flächeneinheit des Querschnittes bezogen, ist hier merklich größer. Sie liegen in der Laubknospenhülle meist zu mehreren in Nestern zusammen, wohingegen sie in der Blütenknospendecke zum größeren Teil vereinzelt angetroffen werden. Ich möchte nicht unerwähnt lassen, daß sich Unterschiede auch finden in bezug auf die Zahl der einzelligen Sekretschläuche, die im Grundgewebe eingebettet sind; diese sind nämlich in der Laubknospenhülle erheblich zahlreicher: ihre Zahl in der Laubknospenhülle verhält sich zu der in der Blütenknospenhülle wie 70 zu 45.

Bei Magnolia Campbelli (Laubknospe), M. Kobus, M. acuminata, M. tripetala beobachtete ich im Winter an mehreren Knospen, daß die alte Hülle abgeworfen wurde, so daß der Knospenschutz auf die nächste Hülle überging. Ich lasse die Frage offen, ob das Abwerfen als normal zu bezeichnen ist.

4. Hamamelis virginiana.

Die Blütenknospen haben etwa kugelige Form, die Laubknospen hingegen sind seitlich zusammengedrückt und schmal, und auffälligerweise im Ganzen etwas größer als jene. Während die Blütenknospe von einer Hülle lebender, typisch ausgebildeter kleiner Tegmente umgeben ist, bieten der Laubknospe die beiden abgestorbenen, kaum tegmentartig modifizierten Nebenblättchen des ältesten in der Knospe angelegten Laubblattes nur in unvollkommener Weise Schutz. Dieser

wird jedoch erhöht durch den dichten Filz brauner Büschelhaare, der die Laubknospe vollständig überzieht und dem gegenüber das Haarkleid der Blütentegmente nur dürftig erscheint. Dem morphologischen Charakter nach darf man übrigens wahrscheinlich auch die Blütentegmente als Nebenblätter — allerdings ohne Spreitenteil — auffassen, da häufig je zwei am Grunde zusammenhängen.

Das parenchymatische, wenig verdickte Grundgewebe beider Tegmentarten weist einen bemerkenswerten Unterschied auf: im Laubtegment findet sich auf der Außen- oder Phloemseite eines jeden Leitbündels ein gut ausgebildeter, sichelförmiger Belag stark verdickter, faserig gestreckter, unverholzter Zellen, der im Blütentegment gänzlich fehlt. Auch bezüglich der Spaltöffnungen verhalten sich die Blütentegmente anders wie die Laubtegmente: auf jenen fehlen sie ganz, auf diesen treten sie unterseits ziemlich zahlreich auf.

5. Parottia persica.

Während die Blütenknospe groß und gerundet ist, erscheint die Laubknospe ziemlich klein, gestreckt und seitlich zusammengedrückt (Fig. 1). Der letzteren legen sich, wie bei Hamamelis, die vertrockneten Nebenblättchen des ältesten Laubblattes beiderseits an, den wirksameren Knospenschutz bewirkt auch hier der filzige Überzug brauner Büschelhaare, der die ganze Laubknospe bedeckt. Die Blütenknospenhülle dagegen wird in vollkommenerer Weise aus mehreren Schuppen gebildet, von denen die oberen zugleich als Blütentragblätter fungieren. Die Tegmente sind hier viel größer und kräftiger als bei der Laubknospe, schon ihre Dicke ist anderthalbmal so groß wie die der Laubtegmente, dabei sind sie lebend und elastisch, während jene abgestorben, spröde und hinfällig sind. In eigentümlicher Weise weichen beide Tegmentarten in Bezug auf Anordnung und Größe der Haare voneinander ab. Während die beiden Laubtegmente beiderseits dicht mit Büschelhaaren besetzt sind, tragen die Blütentegmente solche fast nur auf der Außenseite, zuweilen auch auf der Innenseite ganz zerstreut an der Spitzenregion. Auffallender noch ist deren Form- und Größenunterschied: die die Büschelhaare zusammensetzenden Einzelhaare sind

Fig. 1. Parottia persica. a Laubknospen, b Blütenstandsknospen. Etwas über natürliche Größe.

nämlich auf den Blütentegmenten etwa 20 mal so lang wie auf den Laubtegmenten; dabei ist das Lumen der Haare auf den Blütentegmenten schmaler (Fig. 2).

Das Grundgewebe beider Tegmentarten ist ein schwach verdicktes Parenchym. Spaltöffnungen wurden auf beiden nicht gefunden.

6. Fothergilla.

F. involucrata. Die schmalen Laubknospen sind bedeutend kleiner als die am Ende seitlicher Kurztriebe stehenden eiförmigen Blütenknospen. Auch bei Fothergilla besteht, wie bei Hamamelis, die Blatthülle der Laubknospen nur aus zwei hinfälligen Nebenblättchen zu beiden Seiten der Knospe, und auch hier wird der Hauptschutz durch den filzigen Haarüberzug der Knospe bewirkt. Die Tegmente der Blütenknospe werden von den Stipeln der normalen Laubblätter gebildet, die in der Blütenknospe am Grunde des Blütenstandes eingeschlossen sind; sobald die Stipeln des untersten Laubblattes abfallen, wird ihre Funktion von den Nebenblättern des nächsten, gegenüberstehenden Laubblattes übernommen. Der Unterschied beider Tegmentarten ist wesentlich ein quantitativer, indem die Blütentegmente durchweg größer und um eine Zellage dicker als die Laubtegmente sind.

Fig. 2. Parottia persica. a a Büschelhaare von einem „Laubtegment", b Büschelhaare von einem „Blütentegment". Vergr. $100/_1$.

Die Gewebe der Laub- und Blütentegmente sind am Tegmentgrunde grün und lebend, in den oberen Teilen rotbraun und abgestorben, ohne daß die Zellwände verholzt oder verkorkt sind. Spaltöffnungen treten bei beiden ganz vereinzelt auf der Außenseite auf.

F. Gardeni. Die Bauverhältnisse der Knospenhüllen gleichen im allgemeinen denen von F. involucrata. Während indessen bei jener Pflanze zu jedem die Blütenknospe deckenden Stipelpaar eine normale Laubblattspreite vorhanden ist, erscheint diese hier bei den beiden untersten Stipeln nicht größer als diese selbst und abgestorben, bei den folgenden Stipelpaaren fehlt sie überhaupt.

7. Prunus avium.

Die Laub- und Blütenknospen unterscheiden sich sowohl hinsichtlich ihrer Form als auch ihrer Größe: jene sind spitz, diese abgerundet und größer als jene. Im Gegensatz zu K. Schumann, der (pag. 42) die Laub- und Blütenknospen sorgfältig beschrieben hat, fand ich stets die Zahl der Blütentegmente erheblich größer als die der Laubtegmente. So zählte ich, von geringen Unterschieden in der Qualität der Hüllblätter absehend, im Januar an den Blütenknospen etwa 23, an den Laubknospen etwa 13 Tegmente, und im Frühjahr, kurz nach dem Öffnen der Knospe, an jenen 18—21, an diesen etwa 9.

Bei den Blütenknospen finden sich auf der Innenseite der letzten sieben Schuppen zahlreiche lange, verfilzte Haare, während auf der Innenseite der Laubtegmente die Haare nur kurz und wenig zahlreich sind. Bemerkenswerterweise ist die basale grüne Zone bei den Laubtegmenten besser erhalten als bei den entsprechenden Blütentegmenten. Einmal ist sie bei jenen größer; dann zeigen bei den Laubtegmenten die Gewebe der grünen Grundzone, besonders die mittleren Mesophyllschichten, im Querschnitt stets ein frischeres und intensiveres Grün.

Wie schon K. Schumann bemerkt, verhalten sich die innersten Tegmente recht verschieden, indem sie in den Blütenknospen Übergangsformen zu den Hochblättern, in den Laubknospen Übergangsformen zu den Laubblättern bilden. Die Übergangsformen zu den Hochblättern weichen in Gestalt und Nervatur stark von den tieferen Tegmenten ab und erinnern durchaus an reduzierte Laubblätter. Die Übergangsformen zum Laubblatt zeigen oberhalb des relativ großen Scheidenteils die charakteristischen Stipelzipfel, zwischen denen sich ein kleines, mehr oder weniger ausgebildetes Laubblatt erhebt.

8. Daphne Mezereum.

Die Blütenknospen lassen sich äußerlich leicht von den Laubknospen unterscheiden: jene sind stets seitenständig und abgestumpft und viel umfangreicher als die zum Teil endständigen, schmalen und spitzen Laubknospen. Die der Laubblattlamina homologen Tegmente sind bei den Blütenknospen, entsprechend dem größeren Umfange derselben, durchweg breiter als bei den Laubknospen, dagegen ist ihre Zahl merkwürdigerweise bei jenen nur etwa halb so groß wie bei diesen.

Wie bei Ulmus effusa Willd. verdient das Größen- oder Ausdehnungsverhältnis der verholzten, derben Tegmentpartien zu den frisch grünen oder häutigen, basalen Teilen bei beiden Knospenarten besondere Aufmerksamkeit. Die Verholzung der Tegmente, die übrigens bei beiden Knospenarten während des Winters fortschreitet, nimmt in der Laubknospenhülle größere Ausdehnung an als in der Hülle der Blütenknospe. In jener sind nämlich von den etwa 14 Tegmenten die sechs bis acht äußeren in ihrer ganzen Ausdehnung verholzt, bei den übrigen ist die verholzte Partie um so kleiner, je höher die Schuppe inseriert ist und schließlich auf die Spitze reduziert. Von den 4—6 Blütentegmenten sind nur die äußeren in ihrer ganzen Ausdehnung verholzt, die übrigen haben nur einen ziemlich breiten verholzten Rand. Während aber bei diesen die unverholzte basale Partie hellbraun und trockenhäutig ist, erscheint sie bei den Laubtegmenten frisch und grün und lebend.

Vergleicht man im Querschnitt die basale Zone eines Laubtegmentes mit der eines Blütentegmentes, so erweist sich das Grundgewebe in beiden Fällen als ein unverholztes, wenig verdicktes Parenchym; während jedoch beim Laubtegment die Zellen turgeszent und grün sind, erscheinen sie beim Blütentegment kollabiert, von gelbbraunem Inhalt angefüllt und offenbar nicht mehr teilungsfähig. Hiermit hängt es zusammen, daß die grüne Zone der Laubtegmente merklich dicker ist als die entsprechende häutige Zone der Blütentegmente.

Während ihrer Entfaltung zeigen beide Knospenarten das gleiche Verhalten wie bei Ulmus effusa Willd.: nur die Laubtegmente wachsen am Grunde nach, die Blütentegmente werden durch die schwellenden Blüten nach außen gebogen und fallen alsdann sehr bald ab.

9. Cornus mas.

Laub- und Blütenknospe unterscheiden sich schon äußerlich sehr merklich: die Laubknospe ist spitz und schmal, die Blütenknospe kugelig und umfangreicher als jene. Während die Laubknospen von zwei übrigens stets gegenständigen, am Grunde verwachsenen Schuppen bedeckt

sind, besitzen die Blütenknospen eine wechselnde Zahl von Tegmenten; meist treten vier, seltener drei oder zwei Schuppenpaare auf. Schon hinsichtlich ihrer Form lassen sich die Tegmente unter zwei Typen gruppieren. Zu dem einen Typus, der durch schmale, kleine, aus breiter Basis spitz zulaufende Gestalt charakterisiert ist, zählen die Laubtegmente und außerdem die unterhalb der letzten vier Blütentegmente auftretenden Schuppen[1]); der andere Tegmenttypus ist durch elliptische bis rundliche, viel größere Form ausgezeichnet und findet sich ausschließlich bei den letzten vier Tegmenten der Blütenknospe. An der Spitze von Tegmenten der ersten Art findet man zuweilen deutlich eine verkümmerte Lamina, so daß diese Tegmente als dem Blattgrunde homologe Gebilde angesehen werden müssen. Ich möchte dies besonders hervorheben, weil Henry und Mikosch ihnen laminaren Charakter zuschreiben, wie er allerdings den Tegmenten von Cornus sanguinea auch nach meinen Beobachtungen zukommt. Beiläufig sei noch bemerkt, daß ich in den Fällen, wo die Blütenknospenhülle aus vier Schuppenpaaren besteht, in den Achseln des zweiten Schuppenpaares stets sehr kleine Sproßvegetationspunkte mit zwei Blattanlagen fand.

Fig. 3. Cornus mas. 2. Schuppe einer von vier Tegmentpaaren gedeckten Blütenknospe. Vergr. 50/1.

Deutliche Unterschiede zeigen beide Tegmentgruppen hinsichtlich der Nervatur (Fig. 3 und 4). Die als kleiner und schmaler charakterisierten Tegmente weisen drei unverzweigte, symmetrisch angeordnete, nach der wulstigen Blattspitze zu konvergierende und sich in ihr vereinigende starke Nervenstränge auf, wohingegen der größere, elliptische Tegmenttypus eine höhere Zahl bogig verlaufender, schmälerer Nerven besitzt, die reichlich sich noch weiterhin verzweigende Seitennerven abgeben, ohne daß diese im allgemeinen miteinander anastomosieren. Man könnte bei dieser Beschaffenheit

1) Wo die Blütenknospe durch nicht mehr als vier Schuppen gedeckt ist, fehlen diese.

der Nervatur geneigt sein, den letzten vier Blütentegmenten laminaren Charakter zuzuschreiben, wenn es eben nicht bedenklich wäre, die morphologische Wertbestimmung eines Organs auf seine anatomischen Eigenschaften zu gründen. Man wird die Verschiedenheit des Leit-

Fig. 4. Cornus mas. 3. Schuppe einer von vier Tegmentpaaren gedeckten Blütenknospe. Vergr. $50/_1$.

bündelverlaufs eher zu der Blattgröße und zu der damit wachsenden funktionellen Inanspruchnahme in Beziehung setzen dürfen.

Die anatomischen Unterschiede sind im übrigen geringfügig. Das Gewebe bleibt dauernd in lebendem Zustande und ist grün. Chloroplasten habe ich hier wie bei anderen Knospenschuppen nicht scharf erkennen können. Auf der Außenseite finden sich vereinzelt Spalt-

öffnungen vor. Bemerkenswert ist, daß die Tegmente des größeren Typus reicher an Kristalldrusen sind.

Zusammenfassung.

Ich fasse die allgemeinen Ergebnisse der Untersuchungen kurz zusammen und füge dabei noch einzelne Beobachtungen ein.

Ganz allgemein zeigen die Laubknospen bei den untersuchten Pflanzen geringere Größe als die Blütenknospen. Dies Verhältnis gilt auch für die meisten anderen nicht weiter untersuchten Holzpflanzen, die im Winter Laub- und Blütenknospen tragen, z. B. Pyrus communis, Corylopsis spicata, Jasminum nudiflorum, für alle Arten von Salix und Magnolia und für viele Rhododendron-Arten. Nur bei Hamamelis virginiana, als einzigen Ausnahme, erscheinen die Blütenknospen als die kleineren.

Beim Vergleich der Form beider Knospenarten erscheinen die Laubknospen schmal und zugespitzt, die Blütenknospen dick und rundlich — jedenfalls stets dann, wenn diese einen Blütenstand einschließen. Beide Knospenformen deuten so die Tracht des künftigen Sprosses bereits an: überall, wo bei den untersuchten Frühblühern ein Blütenstand von einer Knospenhülle umgeben ist, hat dieser späterhin, im Gegensatz zum gestreckten Laubsproß, eine gestauchte Achse und breit ausladende Form. Eine nähere Betrachtung der Blütenstände ergibt, daß es sich immer um wenig umfangreiche köpfchenförmige Blütenstände handelt. Demnach suchen es offenbar die frühblühenden Gewächse im allgemeinen zu vermeiden, eine lange saftige Blütenstandsachse auszubilden, deren Festigkeit durch den Turgor bedingt wird und daher bei niederen Temperaturen versagen könnte.

Mit dem größeren Umfang der Blütenknospe steht im Zusammenhang, daß sehr oft die Zahl ihrer Tegmente größer als die der Laubknospe ist. Dies kann soweit gehen, daß sie etwa doppelt so viel Schuppen wie jene trägt (Prunus avium, Forsythia). Andere Pflanzen hingegen tragen den größeren Umfang der Blütenknospe durch gesteigerte Größe ihrer Tegmente Rechnung, wofür Magnolia ein deutliches Beispiel liefert.

In anatomischer Hinsicht zeigt sich, daß die Blütentegmente den Laubtegmenten quantitativ, besonders bezüglich der Dicke überlegen sein können, daß aber in anderen Fällen auch qualitative Unterschiede auftreten. Beispielsweise fehlen bei Hamamelis die Spaltöffnungen auf den Blütentegmenten, während sie auf der Außen-

seite der Laubtegmente ziemlich zahlreich sind; zugleich weisen diese auf der Phloemseite der Leitbündel einen sichelförmigen Belag stark verdickter, gestreckter Zellen auf, der sich in den Blütentegmenten nicht vorfindet. Ein recht verschiedener Verlauf der Nervatur findet sich in den Laub- und Blütentegmenten von Cornus mas (Fig. 3 und 4). Ferner sind z. B. die Haare auf den Blütentegmenten von Parottia persica (Fig. 2) und Prunus avium anders gestaltet, vor allem viel länger und zahlreicher als auf den Laubtegmenten. Wenn so einige Pflanzen größere Dicke oder bessere Behaarung gerade der Blütentegmente zeigen, läßt sich doch in bezug auf die übrigen anatomischen Unterschiede eine bestimmte Gesetzmäßigkeit nicht feststellen. Schließlich möchte ich noch die Unterschiede hervorheben, welche die unverholzte Basalzone beider Tegmentarten oft zeigt. Diese bleibt nämlich bei den inneren Laubtegmenten häufig bis zum Knospenbruch in mehr oder minder großer Ausdehnung grün und wachstumsfähig, während sie bei den Blütentegmenten mehr oder weniger vertrocknet.

Ausgehend von der Anschauung, daß die Blütenteile besonders empfindlich seien, wird man zu der Annahme geneigt sein, daß die Blütenknospenhülle vermöge ihres Baues größeren Schutz gewähre als die Hülle der Laubknospe. Dies ergibt sich auch in der Tat für eine Reihe untersuchter Pflanzen, wenn man die besonderen Bauverhältnisse beider Knospenarten, d. h. Zahl, Größe, Dicke und Behaarung ihrer Tegmente in ökologischer Hinsicht prüfend vergleicht. Inbetreff der übrigen Pflanzen hingegen kommt man zu dem Urteil, daß die größere Zahl, oder die größere Breite bzw. Dicke der Blütentegmente eben nur dem größeren Umfang der Blütenknospe entspricht. Wenn nun in dem einen Fall die Zahl, in dem anderen die Größe der Blütentegmente gesteigert erscheint, so sind mit diesen beiden typischen Mitteln offenbar verschiedene Zwecke verknüpft. Trägt die Pflanze dem größeren Umfang der Blütenknospe durch höhere Zahl der Blütentegmente Rechnung, so wird hierdurch der Hülle das Vermögen erteilt, die Gesamtform leichter zu ändern und sich der Gestaltsveränderung des Knospeninhalts beim beginnenden Frühjahrswachstum besser anzupassen. Wird dagegen unter Aufwendung der gleichen Materialmenge der andere Modus verwirklicht, dem größeren Umfang der Blütenknospe entsprechend die Tegmentgröße zu steigern, so wird vielleicht der Vorteil eines mehr lückenlosen Abschlusses der Knospe erreicht. Eine zeitlich länger hinausgedehnte Formanpassung der Hülle an den Knospeninhalt durch Nachwachsen der wachstumsfähig erhaltenen Grundzone der inneren Tegmente zeigen bei vielen Pflanzen

(Daphne, Ulmus, Prunus avium, Prunus cerasifera, Prunus Sieboldi) nur die Laubknospen.

II. Teil.

Über die Strukturänderungen des Laubblattes in seinen Übergangsformen zu den Knospenschuppen und Hochblättern.

Wie schon aus der Überschrift und auch aus der Einleitung hervorgeht, handelt es sich um zwei Gruppen von Untersuchungsobjekten: es sollen einerseits die Übergangsstadien von den Knospenschuppen zu den Laubblättern, andererseits oberhalb der Laubblattregion auftretende hochblattartige Gebilde ihrem inneren Bau nach untereinander und mit den Laubblättern verglichen werden. Hierzu ist noch eine genauere Präzisierung und Abgrenzung beider Blattgruppen gegen die übrigen Blattgebilde erforderlich. Unter den Übergangsformen zwischen den Knospenschuppen und Laubblättern sind diejenigen Blattgebilde verstanden, die einerseits, im Gegensatz zu den eigentlichen Tegmenten, während der Winterperiode vollkommen in der Knospenhülle eingeschlossen waren, andererseits in ihrer vollen Ausbildung doch noch nicht alle charakteristischen Teile des Laubblattes, vor allem nicht dessen Größe aufweisen, im Gegenteil noch in ihren einzelnen Teilen Tegmentcharakter tragen können[1]).

Aus der Reihe der hochblattartigen Formen wurden nur die dauernd chlorophyllgrünen untersucht, Blattgebilde also, die vielleicht nicht zu den typischsten Hochblättern zu rechnen sind, die sich jedoch sowohl durch Größe und Form als auch dadurch, daß sie Tragblätter von Blüten oder Teilblütenständen darstellen, als solche charakterisieren; auch sie stammen von Holzpflanzen.

Von vornherein war selbstverständlich die Forderung zu beachten, daß Blattformen, um miteinander vergleichbar zu sein, denselben morphologischen Charakter besitzen müssen. Da es nun darauf ankam, die besagten Blattformen nicht nur untereinander, sondern auch mit der Laubblattspreite zu vergleichen, so galt für die Auswahl der zu untersuchenden Arten das Prinzip, daß die Übergangsformen an der

---

1) Auch die so definierten Übergangsblätter können mit einem gewissen Recht als Tegmente bezeichnet werden, da auch sie zum Schutz der ruhenden Knospe beitragen, so daß eine scharfe Grenze gegen die eigentlichen Tegmente nicht zu ziehen ist. Da die Struktur dieser Übergangsblätter, besonders der unteren, oft nur aus der der Tegmente verstanden werden kann, wurden auch diese stets in den Bereich der Untersuchung gezogen.

Sproßbasis und ebenso die Hochblattformen der Laubblattspreite homolog sein müssen. In zwei Fällen (Rubus, Rosa) wurden zur Untersuchung auch solche Hochblätter herangezogen, die zwar in ihrer geringeren oder größeren Ausdehnung Scheidencharakter tragen, die aber an der Spitze einen mehr oder minder großen Spreitenteil aufweisen, der dann allein zum Vergleich diente.

Da ich es nicht als meine Aufgabe betrachte, die anatomischen Verhältnisse der zahlreichen Einzelblattypen rein deskriptiv zu schildern, sondern vielmehr den Hauptwert darauf lege, die Strukturveränderungen innerhalb ganzer Blattreihen zu verfolgen, so gebe ich zur Vermeidung unnötiger Breite nicht die Menge der einzelnen Beobachtungsdaten wieder, die naturgemäß zur Konstatierung jener Strukturänderungen notwendig waren, sondern beschränke mich auf eine zusammenfassende Darstellung, die noch dadurch erleichtert wird, daß das Verhalten der Pflanzen ziemlich übereinstimmt.

Morphologisches.

Zum Verständnis des folgenden ist es vorteilhaft, sich die morphologischen Verhältnisse der Übergangsblätter an der Sproßbasis und der hochblattartigen Gebilde zu vergegenwärtigen. Wir gehen aus von den Knospenschuppen, die entsprechend ihrer Funktion meist um so kleiner, zugleich auch um so derber und fester erscheinen, je älter sie sind, und deren innere Struktur relativ zu der des Laubblattes ziemlich undifferenziert ist. Bei den weitaus meisten Pflanzen, deren Übergangsblätter an der Sproßbasis untersucht wurden, sind die Knospenschuppen von bräunlich grünem oder schmutzig grünem Ton, ihre Zellinhalte zeigen nicht jene rotbraune Färbung und Zusammenballung, wie sie für abgestorbene Gewebe charakteristisch sind. Nur die Tegmente von Forsythia suspensa und Salix pentandra sind braun und tot.

Die auf die Knospenschuppen folgenden Blattgebilde stellen, soweit sie vorhanden sind, nach Form und Größe allmählich fortschreitende Übergänge zu den Laubblättern dar (Fig. 5). Meist sitzen sie der Sproßachse mit breiter Basis auf, erst bei den jüngeren, größeren ist ein Stiel angedeutet. Hinsichtlich ihrer Konsistenz ist hervorzuheben, daß die unteren bisweilen eine ähnliche Textur wie die Tegmente aufweisen, während die oberen häufig recht zart erscheinen. Ihre Funktion ist geteilt: sie dienen einerseits den jüngeren Sproßteilen als Schutz, sowohl innerhalb der geschlossenen Knospe als auch noch während der Entwicklung des Sprosses, andererseits befähigt sie ihr Chlorophyllgehalt zur Assimilation. Sowie jedoch der eigentliche Assimilationsapparat in

Gestalt der Laubblätter entwickelt ist, im Laufe des Mai etwa, fallen sie meist ab.

Der Übergang zur Laubblattregion vollzieht sich bei den einzelnen Pflanzen verschieden schnell. Unter den untersuchten Pflanzen besitzen Salix pentandra und Diervillea sessilifolia nur wenig Übergangsblätter, zahlreicher, zu dreien bis vieren bzw. drei bis vier Paaren, finden sie sich bei Chionanthus virginica, Forsythia suspensa, Syringa vulgaris, Lonicera Ccaprifolium, Ilex integra, Rhus Cotinus, Ligustrum vulgare; recht viele Übergangsblätter schließlich finden sich an kräftigen Sprossen von Spiraea Billiardi.

Fig. 5. Syringa vulgaris. a, b, c aufeinanderfolgende Übergangsblätter von der Basis eines Sprosses. p, q, r aufeinanderfolgende Hochblätter aus dem Blütenstand. Natürliche Größe.

In der Reihe der hochblattartigen Formen, die sich bei den untersuchten Pflanzen ohne sprunghafte Größenabnahme an die Laubblattzone anschließt, nimmt in der Regel die Blattgröße mit der Insertionshöhe allmählich ab, zugleich wird die Form einfacher, der Blattstiel wird kürzer und schwindet schließlich meistens, kurzum, es findet eine ähnliche Reduktion statt wie bei den Übergangsblättern an der Sproßbasis (Fig. 5). Diese Blattformen waren immer nur soweit Gegenstand der Untersuchung, als sie reichlich Blattgrün führen und also als durchaus assimilationsfähig gelten dürfen, wenn auch in geringerem Maße als das Laubblatt. Denn soweit erscheint auch ihre Funktionsgleichheit mit dem Laubblatt gewährleistet, die als eine Bedingung für die Vergleichbar-

keit der Blattstrukturen zu gelten hat. Neben der assimiliernden Tätigkeit fällt den hochblattartigen Formen als Hauptfunktion der Schutz der sich entwickelnden Blütensprosse zu.

Die untersuchten hochblattartigen Gebilde tragen in ihrer ganzen Ausdehnung Spreitencharakter bei Syringa vulgaris, Rhus Cotinus, Ligustrum vulgare, Hydrangea paniculata, Spiraea Douglasii, Syringa Emodi, Weigelia amabilis Carr. Daneben wurden noch die oberhalb der Laubblattregion stehenden Übergangsblätter zu den Knospenschuppen von Rhododendron praecox untersucht, Blattgebilde, die, da hauptsächlich Blütenknospen in Betracht kamen, im Folgenden zu den hochblattartigen Formen gestellt sind, die allerdings mit einigem Recht auch zu den Übergangsformen zwischen Knospenschuppen und Laubblättern gerechnet werden könnten; naturgemäß kamen auch diese nur soweit in Betracht, als sie noch in ihrer ganzen Ausdehnung Spreitencharakter trugen, was bei den oberen nicht mehr zutrifft.

In stärkerem Maße ist der Blattgrund bei Rubus plicatus an der Bildung der Hochblätter beteiligt, hier findet sich nur an der Spitze eine größere oder kleinere Lamina, die allein Gegenstand der Untersuchung war. Hier können weiterhin noch Rosa (Kulturform) und Mespilus germanica angeschlossen werden, deren mit Hochblättern innerlich verwandte Kelchzipfel hauptsächlich zur Beantwortung einer bestimmten Frage in den Bereich der Untersuchung gezogen wurden. Diese Kelchzipfel ordnen sich hinsichtlich ihrer Größe in die Blattstellungsschraubenlinie ein, derart, daß das letzte Kelchblatt das kleinste ist; sie tragen bei Mespilus vollständig Spreitencharakter, während sie bei Rosa wesentlich dem Blattgrunde entsprechen, dem eine unter Umständen recht große, scharf abgesetzte Lamina aufsitzt, die allein Gegenstand der Untersuchung war. —

Um im allgemeinen ein zusammenhängendes Bild von der Veränderung einer Blatteigenschaft längs des ganzen Sprosses zu gewinnen, erschien es praktisch, am Ende jedes Abschnitts die Gesetzmäßigkeiten, die sich innerhalb der Reihe der basalen Übergangsblätter und der Hochblattformen auffinden ließen, miteinander und mit denjenigen zu kombinieren, die Nordhausen und auch Schramm und Yapp beim Verfolg der Strukturveränderungen in der Laubblattreihe festgestellt haben. Hinsichtlich der Laubblattreihe konnten für diese Kombination naturgemäß nur die Angaben über periphere, somit einigermaßen hell belichtete Sprosse in Betracht kommen, denn nur solche setzen sich bei unsern Pflanzen in Blütenstände fort und bilden also oberhalb der Laubblattzone jene Hochblattformen aus.

Blattdicke.

Zur Orientierung darüber, in welchem Sinne sich innerhalb der Region der Knospenschuppen die Blattdicke ändert, wurde diese an dem Beispiel von Syringa vulgaris für alle Tegmentpaare vom ersten bis aufwärts zum letzten festgestellt. Wir erhalten für die einzelnen Tegmentpaare T, indem wir ihre Dicke in der Schuppenmitte messen, die Werte T(1) 800 μ, T(2) 640 μ, T(3) 580 μ, T(4) 575 μ und für das erste Übergangsblattpaar Ü(1) 470 μ (s. die Anmerkung). Die Blattdicke nimmt also mit der Insertionshöhe der Schuppen stark ab.

Tabelle I[1]).

	Syringa vulgaris	Chionanthus virginica	Salix pentandra	Forsythia suspensa
T (n)	457	140	178	62
Ü (1)	417	170	72	99
Ü (2)	214	131	123	155
Ü (3)	164	105	—	203
Ü (4)	—	—	—	249
L (1)	219	118	160	250

Wie die Tabelle I zeigt, setzt sich bei Syringa vulgaris diese Dickenabnahme in die Region der Übergangsblätter hinein fort bis zum letzten (dritten) Übergangsblatt, während das erste Laubblatt wieder erheblich dicker wird. Auch bei Chionanthus virginica und Salix pentandra liegt an der Sproßbasis das Minimum der Blattdicke innerhalb der Zone der Übergangsblätter: bei jener Pflanze zeigt das letzte (dritte), bei dieser das erste Übergangsblatt ein Minimum der Blattdicke. Etwas anders verhält sich Forsythia susponsa, indem hier die Blattdicke vom letzten

1) Erläuterung zu den Tabellen. Maßangaben in μ. Es bedeuten: T Tegment, Ü Übergangsblatt an der Sproßbasis, L Laubblatt, H Hochblattform, Oe obere Epidermis, Ue untere Epidermis. Die in Klammern gesetzten Zahlen hinter diesen Buchstaben geben die Blattnummer in der Richtung von der Basis zur Spitze an, n bedeutet letztes Blatt der betreffenden Blattart. Die Tatsache, daß beim Verfolg der Hochblattformen sproßaufwärts nicht immer jedes der oft recht zahlreichen aufeinanderfolgenden Blätter untersucht wurde, sondern nach dem ersten nur einige bestimmte mit entsprechender Differenz der Insertionshöhe und Größe herausgegriffen wurden, ist in den entsprechenden Tabellen durch einen vertikal abwärtszeigenden Pfeil in der ersten Vertikalkolumne angedeutet, der sich an H (1) anschließt. Ein leeres Feld bedeutet, daß eine zahlenmäßige Feststellung nicht erfolgte, ein horizontaler Strich, daß das betreffende Blatt der Pflanze fehlt. Die Daten über Spaltöffnungen beziehen sich auf 1 qmm, ∞ = sehr viele, <1 = sehr wenige.

Tegment an aufwärts stetig größer wird, so daß das Minimum innerhalb der Schuppenregion liegen muß.

Die Resultate der Einzeluntersuchungen über die Veränderungen der Blattdicke innerhalb der Reihe der hochblattartigen Formen sind zum Teil in der Tabelle II wiedergegeben. Ein Blick auf diese Tabelle überzeugt uns davon, daß von der oberen Grenze der Laubblattregion

Tabelle II.

	Syringa vulgaris	Rhus Cotinus	Ligustrum vulgare	Weigelia amabilis	Hydrangea paniculata	Spiraea Douglasii	Syringa Emodi	Rubus plicatus	Rosa (Kelchzipfel)
L (n)	250	110	183	285	180	157	286	132	164
H (1)	233			229		96			180
↓	167	70	167	168	171	71	196	114	138
	155			173	138		182	107	120
				157				103	

an sproßaufwärts die Blätter allmählich dünner werden. Diese letzte Tatsache fand ich bei Kühlhorn bestätigt.

Unter Berücksichtigung der von Nordhausen (pag. 487) für die Laubblattregion der Sonnensprosse festgestellten Gesetzmäßigkeit ergibt sich somit für die Reihe sämtlicher chlorophyllgrüner und nicht tegmentartig modifizierter Blattgebilde und Laubblätter des Sprosses folgendes Bild: die Blattdicke steigt von einem Minimum innerhalb der Region der basalen Übergangsblätter gleichmäßig bis fast zum letzten Laubblatt[1]), um dann in der Reihe der Hochblattformen ebenso stetig wieder abzunehmen.

Epidermis.

Bekanntlich ist bei den Knospenschuppen die Außenwand der unteren Epidermis in verschiedenem Maße dicker als die gleichfalls etwas verdickte Außenwand der oberen Epidermis. Diese Dickendifferenz

1) Im Gegensatz zu dieser auch aus der Arbeit von Schramm zu entnehmenden Regel über die Blattdicke in der Laubblattzone behauptet Kühlhorn in einer Arbeit, die bisher übersehen worden ist, und die ich erst nachträglich kennen lernte, daß „die Dicke der verschiedenen Laubblätter bei den einzelnen Objekten in der Regel nach oben hin abnimmt" (pag. 116). Dieser Satz stellt eine ganz unzulässige Verallgemeinerung dar, denn nach seinen Einzeluntersuchungen gilt er für die eigentlichen Laubblätter normaler Größe nur bei einem Drittel der untersuchten Pflanzen, und ist auch hier noch wegen der geringen Zahl der untersuchten Blätter durchaus unsicher.

ist am größten und deutlichsten in der untersten Knospenschuppe und wird sproßaufwärts allmählich geringer, indem die Außenwand der Unterepidermis mehr an Dicke abnimmt als die der Oberepidermis; doch noch in den unteren Übergangsblättern macht sie sich fast stets bemerkbar, und erst die oberen weisen etwa gleich dicke Epidermisaußenwände auf (Chionanthus virginica, Forsythia suspensa, Diervillea sessilifolia, Salix pentandra, Spiraea Billiardi, Syringa vulgaris, Ilex integra, Lonicera Caprifolium, Ligustrum vulgare). Auch bezüglich der radialen Epidermiswände läßt sich in den unteren Übergangsblättern häufiger (Chionanthus, Forsythia, Salix) eine solche Strukturähnlichkeit mit den Tegmenten beobachten, indem diese hier oft dicker als in den jüngeren Übergangsblättern und den Laubblättern sind.

Die Laubblätter können — im Gegensatz zu den oberen Übergangsblättern an der Sproßbasis — auf der Oberseite eine dickere Epidermisaußenwand aufweisen. Bei Ligustrum vulgare, wo dies beispielsweise der Fall ist, zeigen die Hochblattformen wieder gleich dicke Epidermisaußenwände. Bemerkenswerterweise besitzen die Spreitenteile, welche die Rose häufig an der Spitze ihrer Kelchzipfel ausbildet, viel stärker verdickte Epidermisaußenwände als ein gleich stark belichtetes Laubblatt aus der Nähe der Sproßspitze (Fig. 11). Bei den Hochblattformen der übrigen Pflanzen fand sich keine nennenswerte Verdickung der Epidermisaußenwände, während Kühlhorn (pag. 117) dies für die Hochblätter der von ihm untersuchten krautartigen Pflanzen allgemein angibt.

Unter den Veränderungen, welche die Größe der Epidermiszellen in den Blattreihen erfährt, beschäftigen uns zunächst diejenigen, die sie in der Dimension senkrecht zur Blattfläche zeigt, d. h. also die Veränderungen der im Querschnitt gemessenen Höhe. Diese wurden in der Region der Übergangsblätter an der Sproßbasis verfolgt bei Syringa vulgaris, Chionanthus virginica, Forsythia suspensa, Lonicera Caprifolium, Ligustrum vulgare, in der Region der Hochblattformen bei Syringa vulgaris, Rosa (Kelchspreiten), Hydrangea paniculata, Spiraea Douglasii, Weigelia amabilis, Rubus plicatus. Für einige Pflanzen sind die Daten in μ in der Tabelle III (pag. 164) zusammengestellt.

Beginnen wir auch hier bei den Tegmenten, so finden wir bei diesen die Verhältnisse insofern etwas außergewöhnlich, als wie schon erwähnt, die Epidermisaußenwände oft recht stark verdickt sind. Bei diesen Blattgebilden zog ich es vor, für die Epidermiszellen nur den radialen Durchmesser des Lumens, nicht die ganze Höhe einschließlich der Außenwand zu vergleichen. Dabei zeigte sich, daß in den Tegmenten die Zelllumina in der unteren Epidermis meist höher als in der oberen sind

(Chionanthus, Syringa, Ligustrum), nur bei Forsythia sind beide Epidermen gleich hoch. Innerhalb der Reihe der Übergangsblätter gleichen sich dann die Unterschiede in der Höhe der Epidermis aus (Chionanthus, Syringa, Ligustrum), zum Teil wird sogar schon in diesen, zum Teil erst in den Laubblättern die Oberepidermis höher (Forsythia, Syringa, Ligustrum). Meist nehmen hierbei zugleich die Höhen der beiden Epidermen allmählich bis zum untersten Laubblatt hin zu (Forsythia, Syringa, Lonicera); nur bei Chionanthus ist sie in diesem etwas geringer als in den Tegmenten.

Tabelle III.

	Syringa vulgaris		Chionanthus virginica		Forsythia suspensa		Rosa (Kelchspreiten)		Weigelia amabilis	
	Oe	Ue	Oe	Ue	Oe	Ue	Oe	Ue	Oe	Ue
T	7	16	12	17	5	5				
Ü (1)	18	14	12	17	17	10				
Ü (2)	15	15	14	14	17,2	14				
Ü (3)	15	12	12	12	24	17				
Ü (4)	—	—	—	—	22	17				
L	25	16	12	12	22	17	23	14	22	16
H (1)							23	14	23	12,5
↓							23	14	19	13
							20,5	17	17,5	14
									16,5	14

Die Hochblattformen zeigen bei allen Pflanzen (Weigelia, Spiraea Douglasii, Hydrangea, Ligustrum, Syringa vulgaris, Rhododendron, Rosa [Kelchzipfel]) mit Ausnahme von Rubus ein rückläufiges Verhalten; überall bei ihrem Verfolg sproßaufwärts zeigen sie die Tendenz, die Differenz der Epidermisdicken, die sich in den Laubblättern findet, allmählich wieder auszugleichen, meist indem die Oberepidermiszellen stetig etwas niedriger, die Unterepidermiszellen etwas höher werden. Dies ist um so deutlicher, je höher das Blatt inseriert ist, so daß schließlich die Zellen der unteren Epidermis denen der oberen in Größe und Form ähnlich sind, was auch Kühlhorn (pag. 118) bei den von ihm untersuchten Pflanzen beobachtete.

Nicht nur die im Querschnitt gemessene Höhe der Epidermiszellen, auch ihre in der Blattflächenansicht feststellbaren Größenmaße ändern sich oft innerhalb der Blattreihen. Verfolgt man die basalen Übergangsblätter von Syringa vulgaris und Lonicera sproßaufwärts, so läßt sich eine deutliche, stetig fortschreitende Größenzunahme der Epidermiszellen wahrnehmen, die bei Syringa so bedeutend ist, daß

die Epidermiszellen eines tief inserierten Laubblattes etwa doppelt so groß wie die der untersten Knospenschuppe sind. Bei Chionanthus und Forsythia hingegen läßt sich eine Veränderung der Epidermiszellgröße in der Reihe der basalen Übergangsblätter nicht feststellen, jedenfalls nicht ohne Vornahme von Zählungen. Untersucht man diese Verhältnisse in der Zone der Hochblattformen, so findet man durchweg (Rhus, Ligustrum, Hydrangea, Spiraea Douglasii, Weigelia, Syringa Emodi, Rhododendron, Rubus), daß die Epidermiszellen beider Seiten mit wachsender Insertionshöhe der Blätter augenfällig kleiner werden.

Berücksichtigt man nun einerseits die Tatsache (Nordhausen, pag. 495), daß auch bei gut belichteten Sprossen, deren höher inserierte Blätter „Lichtblattcharakter" aufweisen, die ersten Blätter den Stempel des Schattenblattes tragen, und andererseits die Angabe Schramms (pag. 62), daß die Epidermiszellen der Schattenblätter erheblich größer als die der Lichtblätter sind, so gelangt man zu dem Ergebnis, daß innerhalb der aufwärts verfolgten Reihe aller Blattgebilde am Sproß, soweit sie nicht irgendwie tegmentartig modifiziert sind, die Epidermiszellen zunächst bis zur unteren Grenze der Laubblattzone entweder ungefähr gleich groß bleiben, oder allmählich an Größe zunehmen, daß sie dann von hier an sproßaufwärts bei allen Pflanzen stetig kleiner werden.

Weiterhin wurde auch den Änderungen, die die Form der Epidermiszellen in der Blattreihe eingeht, Beachtung geschenkt. Bei einigen Pflanzen (Chionanthus, Forsythia, Syringa vulgaris, Ligustrum) wurde in der Flächenansicht verfolgt, ob sich innerhalb der Blattreihen Länge und Breite der Epidermiszellen zueinander stets gleich verhalten. Es ergab sich, daß bei diesen Pflanzen die Epidermiszellen der mittleren und oberen Tegmente und der unteren Übergangsblätter immer mehr oder weniger deutlich längsgestreckt sind, während sie bei den obersten Übergangsblättern und bei den Laubblättern isodiametrisch sind. Beachtenswerterweise zeigen sich bei Syringa vulgaris und Ligustrum die Epidermiszellen der letzten Hochblätter dann wieder deutlich längsgestreckt (Fig. 6). Eine bestimmte Beziehung zur Blattform war nicht zu erkennen.

Hier möchte ich nebenbei auf eine Formverschiedenheit der unteren Epidermiszellen bei Syringa Emodi aufmerksam machen: die auf der Unterseite durch Hervorwölben der Epidermiszellen nach außen gebildeten Papillen sind beim Hochblatt sehr viel niedriger als beim Laubblatt.

Mit besonderer Aufmerksamkeit wurde verfolgt, in welchem Sinne sich der oft wellenförmige oder zackige, oft glatte Verlauf der von der Blattfläche gesehenen radialen Epidermiswände innerhalb der Blattreihen ändert. Gehen wir auch hier wieder von den Tegmenten aus, so sehen wir bei diesen fast stets die radialen Epidermiswände glatt verlaufen (Chionanthus, Forsythia, Salix pentandra[1]), Spiraea Billiardi, Syringa vulgaris, Ligustrum). Nur bei Diervillea zeigen die radialen Epidermiswände bereits in den letzten Tegmenten schwache Wellung. Bei mehreren Pflanzen (Chionanthus, Forsythia, Spiraea Billiardi) verlaufen sie auch noch in den unteren Übergangsblättern glatt, während sie bei anderen Arten (Diervillea, Syringa, Ligustrum) in diesen bereits mehr oder weniger deutlich einen wellenförmigen Verlauf erkennen lassen. Bei allen in dieser Hinsicht untersuchten Pflanzen (Chionanthus, Ligustrum, Forsythia, Diervillea, Spiraea Billiardi, Syringa vulgaris, s. indessen die Anmerkung) weisen die obersten Übergangsblätter wenigstens in der unteren Epidermis deutlich wellenförmig verlaufende Radialwände auf. Bemerkenswert ist, daß bei Ligustrum die Radialwände der Oberepidermis bereits etwa im mittleren Übergangsblatt den höchsten Grad der Wellung erreichen, und das oberste Übergangsblatt dies Merkmal nur noch wenig zeigt. Ein Vergleich mit den Laubblättern, speziell mit den untersten ergibt, daß diese nie nennenswert stärkere Wellung aufweisen als das oberste Übergangsblatt[2]).

Fig. 6. Syringa vulgaris. Obere Epidermis in der Blattflächenansicht. a vorletztes, b letztes Hochblatt. Vergr. $490/_1$.

---

1) Salix pentandra zeigt übrigens auch bei allen übrigen Blattformen keine Wellung.

2) Bezüglich Weigelia amabilis Carr. möchte ich noch folgende Tatsache mitteilen. Die Pflanze blüht, wie bekannt ist, zweimal während einer Vegetationsperiode; beim erstenmal werden Blüten am Ende kurzer, beim zweitenmal am Ende langer Triebe hervorgebracht. Die letzten Laubblätter solcher Kurztriebe verhalten

Recht verschiedenartig verhalten sich die einzelnen Pflanzen in bezug auf die Epidermiswellung der Hochblattformen. Bei Neillia opulifolia, Weigelia amabilis, Ligustrum und Syringa vulgaris sind deren radiale Epidermiswände in verschiedenem Maße stärker gewellt als die der obersten Laubblätter, und zwar ist die Wellung um so deutlicher, je höher das Hochblatt inseriert ist; das gleiche gilt für die relativ großen Kelchblätter von Mespilus germanica, die sich, wie erwähnt, der Größe nach in die Blattstellungsschraubenlinie einordnen. Bei Syringa vulgaris nimmt dann in dem sehr kleinen obersten Deckblättchen, das anatomisch nur wenig differenziert und offenbar verkümmert ist, die Wellung wieder ab (Fig. 6). Im Gegensatz zu diesen Pflanzen ist bei den Hochblättern von Rhus Cotinus und Spiraea Billiardi, bei den Kelchspreiten von Rosa und bei den pag. 160 erwähnten Blattgebilden von Rhododendron praecox kein Unterschied der Wellung gegenüber dem obersten Laubblatt bemerkbar, und bei Spiraea Douglasii, Hydrangea und Rubus ist sie in den Hochblattformen eher etwas geringer als in den obersten Laubblättern.

Zieht man die Resultate von Schramm (pag. 62) und Nordhausen (pag. 495) hinzu, so gewinnt man folgendes Bild: die stets erst oberhalb der Tegmentregion auftretende Epidermiswellung nimmt beim Verfolg der basalen Übergangsblätter sproßaufwärts rasch zu und weist in der Grenzregion derselben gegen die Laubblätter, eventuell auch bereits früher, ein Maximum auf, sinkt darauf gleichmäßig bis zur oberen Grenze der Laubblattregion, um hier meist ganz zu schwinden; sie kann dann in der Reihe der Hochblattformen wieder auftreten und erheblich zunehmen, und eventuell schließlich infolge Verkümmerung des Blattes wieder verschwinden.

Bei der Feststellung dieser Tatsachen bestätigte sich übrigens gleichzeitig die bereits bekannte Eigentümlichkeit, daß im allgemeinen die untere Epidermis mehr als die obere dazu neigt, ihre radialen Wände

sich nun bezüglich der Wellung der radialen Epidermiswände wie die tiefer inserierten der langen Triebe: die Radialwände der Oberepidermis sind glatt bis schwach gewellt, die der Unterepidermis stark zackig gewellt, wohingegen die letzten Laubblätter eines langen Triebes beiderseits glatte radiale Epidermiswände aufweisen. Bei dieser Pflanze stellen also die Kurztriebe offenbar die Basalstücke der Langtriebe dar, ein Verhalten, wie es bereits Nordhausen (pag. 490) an mehreren Pflanzen, insbesondere an Fagus silvatica, nachgewiesen hat.

wellenförmig auszubilden. Schließlich möchte ich noch die Tatsache erwähnen, daß die Wellung in dem Blatt, in dem sie in der aufwärts verfolgten basalen Blattreihe zuerst auftritt, nicht immer in allen Spreitenteilen zugleich schon vorkommt; sie kann vielmehr zunächst nur in der Spitzenregion (Forsythia, Diervillea) oder nur in der mittleren Blattregion (Spiraea Billardi, Ligustrum) sich vorfinden; inwieweit hier entwicklungsgeschichtliche Vorgänge eventuell mitspielen, habe ich nicht verfolgt.

Behaarung.

Die Anzahl der auf die Flächeneinheit des Blattes fallenden eigentlichen Haare oder Drüsenhaare, die für die Tegmente und basalen Übergangsblätter an Ligustrum, Syringa vulgaris, Forsythia, Spiraea Billiardi, für die Hochblattformen an Weigelia amabilis Carr., Syringa vulgaris, Syringa Emodi, Spiraea Douglasii, Spiraea Billiardi, Rubus plicatus und Rhododendron praecox festgestellt wurde, zeigte innerhalb dieser Reihen bestimmte regelmäßige Veränderungen, und zwar ergab sich bei einem Vergleich der Blätter ausnahmslos folgendes: Haare fanden sich auf den unteren Tegmenten meist nur wenig, auf der im Winter unbedeckten Fläche ihrer Unterseite fehlten sie fast immer. Mit der Insertionshöhe der Blätter nahm die Zahl der Haare zunächst zu, bis innerhalb der Reihe der basalen Übergangsblätter das Maximum der Behaarung auftrat; darüber hinaus nahm sie bis zur Region der Laubblätter hin wieder ab.

Für die Zone der Hochblattformen ist es charakteristisch, daß die Haare erheblich dichter als bei den Laubblättern stehen, und zwar um so mehr, je höher das Hochblatt inseriert ist; beispielsweise trägt bei Spiraea Douglasii das Laubblatt auf der Oberseite pro Quadratmillimeter 15, das erste Hochblatt 115 Haare, und bei Rubus plicatus ist die Zahl der oberseits auftretenden langen, einfachen Haare, auf die Flächeneinheit bezogen, auf dem ersten Hochblatt 24 mal so groß wie auf dem Endfieder eines hoch inserierten Laubblattes. Zur Veranschaulichung des beschriebenen regelmäßigen Verhaltens führe ich noch als Beispiel für zwei Pflanzen die längs desselben Sprosses verfolgte Änderung der Blattbehaarung zahlenmäßig vor: bei Spiraea Billiardi beträgt die Zahl der oberseitigen einfachen Haare pro Quadratmillimeter bei den einzelnen Blättern Ü (2) 4, Ü (3) 45, Ü (4) 80, Ü (5) 30, L (1) 17, H (1) 82; bei Syringa vulgaris finden sich auf beiden Blattseiten Kolleteren, ihre Menge pro Quadratmillimeter ist bei den einzelnen Blättern T (1) 0, T (2) 123, *T* (3) 216, T (4) 210, Ü (1) 325, Ü (2) 138, Ü (3) 148, H (1) 37, H (2) 51, H (3) 64. Hierbei ist darauf hinzuweisen, daß, wie bereits angeführt ist, die Zahl der Epidermiszellen pro Flächeneinheit von den unteren Tegmenten bis zu den

Laubblättern entweder gleich bleibt oder mit der Insertionshöhe konstant abnimmt, und daß innerhalb der Reihe der Hochblattformen ihre Zahl in weit geringerem Maße zunimmt als die Zahl der Haare. Eine Korrelation zwischen der Zahl der Haare und der Zahl der Epidermiszellen besteht somit nicht.

Durch Kombination mit den Angaben von Yapp und Nordhausen (pag. 494) kommt man zu folgendem Gesamtbild: die Zahl der Haare ist auf den Tegmenten gering, steigt innerhalb der Region der basalen Übergangsblätter rasch zu einem Höchstwert, um weiter zur Laubblattregion hin fast ebenso rasch wieder zu sinken, und nimmt dann sproßaufwärts innerhalb derselben und innerhalb der Reihe der Hochblattformen fortwährend wieder zu.

Spaltöffnungen.

Die Verteilung der die Ausführgänge des Interzellularsystems darstellenden Spaltöffnungen wurde sowohl bei den Blättern der basalen Übergangszone (Syringa vulgaris, Lonicera Caprifolium, Chionanthus viriginica, Forsythia suspensa, Diervillea sessilifolia, Salix pentandra, Spiraea Billiardi, Ligustrum vulgare) als auch bei den Hochblattformen (Spiraea Billiardi, Ligustrum vulgare, Hydrangea paniculata, Spiraea Douglasii, Syringa Emodi, Weigelia amabilis, Rhus Cotinus, Syringa vulgaris, Rubus plicatus, ferner bei den Kelchspreiten von Rosa und Mespilus germanica) besonders beachtet. Wir beginnen auch hier bei den Knospenschuppen und finden, daß die einzelnen Pflanzen sich hinsichtlich der Verteilung der Spaltöffnungen auf ihnen recht verschieden verhalten: bei Salix pentandra fehlen sie ganz, bei Syringa vulgaris[1]) und Ligustrum liegen sie nur auf der Oberseite, bei Rhus und Chionanthus nur auf der Unterseite, und schließlich bei Forsythia, Diervillea, Spiraea Billiardi und Lonicera auf beiden Seiten der Tegmente.

Verfolgt man nun weiter aufwärts in der Reihe der basalen Übergangsblätter zunächst die Verteilung der oberseitigen Spaltöffnungen, soweit solche auftreten, so ergibt sich eine bestimmte Regelmäßigkeit: in allen Fällen nämlich (Syringa vulgaris, Ligustrum, Forsythia, Spiraea Billiardi, Lonicera, Salix pentandra), mit Ausnahme

---

1) Bei dieser Pflanze fand sich auf der Oberseite der älteren Knospenschuppen merkwürdigerweise ein Teil der Spaltöffnungen deutlich über die Blattoberfläche emporgehoben; das gleiche beobachtete ich auf der Unterseite der Tegmente von Ribes sanguineum.

von Diervillea, wächst die Zahl derselben zunächst mit der Insertionshöhe der Blattgebilde, erreicht innerhalb der Reihe der Übergangsformen den höchsten Wert und fällt beim weiteren Verfolg dieser Blätter sproßaufwärts wieder (s. Tabelle IV). Im Gegensatz zu den Übergangsblättern an der Sproßbasis weisen meist die Laubblätter dann niemals oberseitige Spaltöffnungen mehr auf (Diervillea, Salix pentandra, Spiraea Billiardi, Ligustrum, Lonicera), oder doch nur sehr spärlich (Forsythia), oder zerstreuter (Syringa vulgaris). — Eine flüchtige Orientierung an einigen anderen Gartensträuchern mit spreitenartigen Tegmenten ergab übrigens, daß unter anderem auch Jasminum nudiflorum, Exochorda und Syringa chinensis auf den Übergangsblättern an der Sproßbasis oberseitige Spaltöffnungen aufweisen.

Tabelle IV[1]).

	Chionanthus virginica		Salix pentandra		Forsythia suspensa		Spiraea Billiardi		Syringa vulgaris		Ligustrum vulgare	
	Oe	Ue	Oe	Ue	Oe	Ue	Oe	Ue	Oe	Ue	Oe	Ue
T (n)	0	15	0	0	15	<1	<1	<1	34 | 22	0	0 | 27	0 | 0
Ü (1)	0	32	18	2	49	15	61 | 33	75 | 92	41 | 23	0 | 9	72 | 3	30 | 75
Ü (2)	0	34	33	38	45	15	90	112	46	40 | 81	58 | 0	∞
Ü (3)	0	65	—	—	13	47	41	∞	45	94	—	—
Ü (4)	—	—	—	—	19	125	27	∞	—	—	—	—
L (1)	0	120	0	∞	4	195	0	∞	37	360	0	158

Bemerkenswerterweise treten bei mehreren Pflanzen, auf deren Laubblättern oberseitige Spaltöffnungen vollständig fehlen, solche auf den Hochblattformen dann wieder auf (Spiraea Billiardi, Spiraea Douglasii, Ligustrum, Weigelia, ferner Rosa und Mespilus [Kelchspreiten]), oder sie sind auf den Hochblättern in größerer Zahl vorhanden, wenn sie auf dem Laubblatt nur recht spärlich (Neillia) oder zerstreut (Syringa vulgaris) vorkommen (s. Tabelle V, pag. 171).

Beachten wir jetzt die unterseitigen Spaltöffnungen, und zwar vorerst auf den Blättern an der Sproßbasis, so sehen wir zunächst, daß

1) Stehen in einem Felde zwei durch vertikalen Strich getrennte Zahlen, so bezieht sich die erste auf die apikale, die zweite auf die basale Blatthälfte. — Espe hat in seiner Arbeit (Beiträge zur Kenntnis der Verteilung der Spaltöffnungen über die Blattspreite) die Verteilung der Spaltöffnungen auf den basalen Übergangsblättern nur bei Syringa vulgaris verfolgt; im Prinzip decken sich meine diesbezüglichen Angaben mit den seinen.

Tabelle V.

	Weigelia amabilis		Syringa vulgaris		Rhus Cotinus		Mespilus (Kelch-spreiten)		Hydrangea paniculata		Ligustrum vulgare		Neillia opulifolia	
	Oe	Ue	Oe	Ue	Oe	Ue	Oe	Ue	Oe	Ue	Oe	Ue	Oe	Ue
L	0	∞	37	306	0	150	0		0	112	0	158	<1	
H (1)	0	∞	39	116			1							
	4	97	47	64	0	55	8		0	68	12	101	45	
	10	61	42	31										
↓	33	44	—	—										

sie in den Fällen, wo sie auf den Tegmenten fehlen (Salix pentandra, Syringa vulgaris, Ligustrum), etwa auf den ersten Übergangsblättern zuerst auftreten.

Beim Verfolg der basalen Übergangsblätter sproßaufwärts finden wir dann hinsichtlich der Veränderung ihrer Zahl eine bestimmte Regelmäßigkeit, doch von ganz anderem Sinne wie die für die oberseitigen Spaltöffnungen aufgefundene: stets nimmt ihre Zahl vom untersten Tegment bis zur Laubblattregion hin mit der Insertionshöhe zu (s. Tabelle IV, pag. 170). In der Region der Hochblattformen ist das Verhalten umgekehrt: mit steigender Insertionshöhe der Blätter sinkt die Zahl der unterseitigen Spaltöffnungen, trotzdem die der Epidermiszellen zunimmt. Dieselbe Regel offenbart sich nun auch bezüglich der Summe der Spaltöffnungen beider Blattseiten: sie nimmt sproßaufwärts in der Region der basalen Übergangsblätter stetig zu, in der der Hochblattformen stetig ab.

Unter Zuhilfenahme der Angaben von Yapp und Schramm (pag. 63) wird man sich von der Verteilung der unterseitigen Spaltöffnungen über die Gesamtreihe der laubblattförmigen Gebilde am Sproß folgendes Bild konstruieren: ihre Zahl nimmt innerhalb der Reihe der basalen Übergangsblätter und der Laubblätter stetig zu, erreicht das Maximum bei den letzten Laubblättern und sinkt beim weiteren Verfolg sproßaufwärts in der Reihe der Hochblattformen wieder; dieselbe Regel gilt infolge der relativ geringen Anzahl der oberseitigen Spaltöffnungen auch für die Gesamtmenge der auf die Flächeneinheit des zweiseitigen Blattes fallenden Spaltöffnungen.

Auf die Verteilung der Spaltöffnungen über ein- und dieselbe Spreite wurde bei den basalen Übergangsblättern von Diervillea, Lonicera, Spiraea Billiardi, Ligustrum, Syringa vulgaris geachtet. Es

ergab sich durchweg, daß auf der Blattoberseite die Zahl der Spaltöffnungen stets in der Spitzenhälfte größer als in der Basishälfte ist, auf der Blattunterseite hingegen stets in der Basishälfte größer als in der Spitzenhälfte. Es entspricht also der Spitzenteil als der entwicklungsgeschichtlich wahrscheinlich ältere in seiner Struktur einem tiefer inserierten Blatte.

Ich bemerke übrigens noch, daß im Dunkeln ausgetriebene Knospen an Laubsprossen von Salix pentandra, Lonicera und Syringa vulgaris in Bezug auf die Anordnung der Spaltöffnungen insbesondere auf der Oberseite annähernd gleiche Verhältnisse wie die entsprechenden Blattgebilde normaler Lichtsprosse zeigen, und ferner daß die Spaltöffnungen der Übergangsblätter von Syringa vulgaris bereits in der geschlossenen Knospe angelegt sind. Auch die Schuppenblättchen, die sich an den aus dem Boden hervorbrechenden Ausläufersprossen der letzterwähnten Pflanze unterhalb der Bodenoberfläche finden, zeigen etwa ebensoviele oberseitige Spaltöffnungen wie die entsprechenden Blätter normaler Lichtsprosse.

Mesophyll.

Auch unsere Betrachtung des Mesophylls setzt naturgemäß bei den Knospenschuppen derjenigen Pflanzen ein, deren basale Übergangsblätter Gegenstand der Untersuchung waren (Chionanthus virginica, Forsythia suspensa, Diervillea sessilifolia, Salix pentandra, Spiraea Billiardi, Syringa vulgaris, Lonicera Caprifolium, Ilex integra, Rhus Cotinus, Ligustrum vulgare). An den Tegmenten fällt sogleich in die Augen, daß die Zahl der Mesophyllschichten in der Mediane meist viel höher als in der Mitte einer Blatthälfte ist, und ferner, daß sie nur wenig Chlorophyll enthalten. Weiterhin zeigen in verschiedenen Höhen ausgeführte Schnitte, daß die untere Partie eines Tegments gegenüber der oberen entsprechend seiner Entwicklungsgeschichte stets einen mehr fortgeschrittenen, dem der höher stehenden Blattgebilde ähnlichen Bautypus aufweist. Zwischen den Mesophyllzellen eines Tegmentes bestehen, abgesehen von bestimmten weiter unten erörterten Fällen, keine wesentlichen Unterschiede hinsichtlich Form, Größe und Fügung. Oft sind die Zellen dicht, d. h. völlig oder fast ohne Interzellularen gefügt, dann sind gleichzeitig auch die Wände mehr oder weniger verdickt (Forsythia, Salix, Ligustrum, ferner Syringa und Ilex in den unteren Tegmenten). Oder die Mesophyllzellen haben mehr oder weniger abgerundete Form, so daß an den Stellen, wo mehr als zwei Zellen aneinander stoßen, kleine Eckinterzellularen liegen, zugleich sind dann meist die Wände wenig verdickt (Chionanthus, Diervillea, Lonicera, Rhus, ferner Syringa vulgaris

und Ilex in den oberen Tegmenten). Nebenbei sei erwähnt, daß in vielen Tegmenten (Syringa, Ligustrum, Diervillea, Lonicera, Salix, Chionanthus) parallel zur Blattfläche, meist in den oberen Schichten, lysigene, luftführende Spalte auftreten, die oft mit Kristalldrusen angefüllt sind[1].

In einigen Fällen machen sich deutliche und beachtenswerte Unterschiede zwischen Ober- (Innen-) und Unter(Außen-)seite bemerkbar, die das Tegment in mancher Hinsicht umgekehrt wie das Laubblatt gebaut erscheinen lassen. So sind in den letzten Tegmenten von Diervillea, Syringa und Lonicera die obersten Schichten erheblich lockerer gebaut als die unteren, sie tragen sogar bei Syringa infolge des Auftretens von spaltenförmigen Interzellularen zwischen den Grenzflächen je zweier aneinanderstoßender Zellen das Bild eines primitiven Schwammparenchyms. Hiermit steht übrigens ohne Zweifel auch die oberseitige Anordnung der Spaltöffnungen als Ausgängen des Interzellularsystems in Zusammenhang. Weiterhin sind bei einigen Pflanzen (Ligustrum, Chionanthus, ferner Syringa in den unteren Tegmenten) die Zellen der obersten Mesophyllschichten parallel zur Blattfläche mehr oder weniger abgeplattet und kleiner als die übrigen. Ein Unterschied beider Blattseiten hinsichtlich des Chlorophyllgehalts läßt sich bei Rhus, Lonicera, Spiraea und Diervillea beobachten: die unteren Schichten sind hier merklich reicher an Chlorophyll als die oberen.

In einigen Fällen waren die Zellen der untersten, also äußersten Mesophyllschicht palisadenartig gestreckt; bei Rhus und Chionanthus zeigten sie diese Streckung senkrecht zur Blattfläche nur stellenweise und unvollkommen, deutlich bei Syringa und Ilex. Bei Syringa fanden sich diese unterseits auftretenden palisadenförmigen Zellen in der oberen Partie des letzten Tegmentpaares, und zwar betrug das Verhältnis Länge zu Breite bei ihnen durchschnittlich 1,7; bei Ilex war in allen Tegmenten die unterste, in den älteren Tegmenten sogar auch die zweitunterste Mesophyllschicht in dieser Weise ausgebildet. Erwähnenswert ist, daß auch bei einer nach den Blattmerkmalen wahrscheinlich als Salix fragilis anzusprechenden Weidenart jene

1) Bei Syringa vulgaris findet sich auf der Unter-(Außen-)seite der ältesten Schuppe öfters Periderm, dessen Bildung stets von der untersten Mesophyllschicht ausgeht. An solchen Stellen ist bzw. wird die allgemein stark verdickte Epidermisaußenwand dünner, zugleich sind in den Epidermiszellen die Sekrettröpfchen zahlreicher und größer und geben zum Teil andere Reaktion wie sonst. Ob es sich bei allen diesen Erscheinungen um die Folgen einer normalen physiologischen Reaktion oder um einen Zersetzungsprozeß durch Mikroorganismen handelt, ist ungewiß.

unterseitigen palisadenförmigen Zellen vorkamen, und zwar in den schuppenartigen Vorblättern von Sprossen, die aus der Achsel von Blättern der gleichen Vegetationsperiode entsprangen. Allerdings waren diese palisadenartig gestreckten Zellen bei den letzten drei Pflanzen (Syringa, Ilex, Salix) relativ chlorophyllarm, sie standen vollkommen dicht und erschienen von der Blattfläche gesehen polygonal. Derartige Zellen hat auch Adlerz wahrscheinlich vor Augen bei der Angabe (nach dem Referat des schwedischen Originals in Just's Jahresberichten 1883, Bd. II, pag. 524), daß, wenn es zur Ausbildung von Palisadenzellen komme, diese immer auf der äußeren Seite der Knospenschuppen auftreten. Übrigens fand ich anderswo nirgends Angaben über das Vorkommen von Palisaden in Tegmenten, C. G. R. Schumann führt später sogar als negatives Charakteristikum der Knospenschuppen an, daß in ihnen nirgends Palisadenparenchym zu finden sei. Diese Unsicherheit ist vielleicht darauf zurückzuführen, daß für gewöhnlich nur die äußeren Tegmente berücksichtigt werden, während wir es hier mit jüngeren zu tun haben, die fast schon zu den Übergangsblättern gehören.

In der Reihe der Übergangsblätter an der Sproßbasis nimmt mit der Insertionshöhe der Chlorophyllgehalt dieser Blätter allmählich zu, gleichzeitig verschwindet nach und nach sowohl der Unterschied in der Blattdicke zwischen Mitte und Rand, der sich bei fast jedem Tegment konstatieren läßt, als auch der ebenfalls für die Tegmente charakteristische Unterschied zwischen der Struktur der apikalen und basalen Blatthälfte.

Wenn wir die Übergangsblätter von den Tegmenten an aufwärts verfolgen, sehen wir das Gefüge des gleichartigen Mesophylls (Fig. 10b) sich zunächst lockern, indem die Interzellularen größer und reichlicher werden (Ligustrum, Syringa, Spiraea, Salix, Forsythia, Chionanthus), (s. Fig. 7), ganz besonders da, wo in den Tegmenten die Zellen sehr dicht gefügt waren; gleichzeitig werden die Wände dünner. Bald tritt dann ein Blatt auf, in welchem, oft nur im entwicklungsgeschichtlich jüngeren basalen Teil, die regelmäßig angeordneten Zellen der obersten Mesophyllschicht stellenweise senkrecht zur Außenfläche etwas gestreckt erscheinen (Fig. 10c). Hier manifestiert sich also zum ersten Male der beim Laubblatt so scharf ausgeprägte dorsiventrale Bau des Mesophylls. In der Oberflächenansicht sind die gleichen Zellen entweder noch unregelmäßig polygonal und wenig abgerundet (Chionanthus, Salix, Lonicera) oder schon rund und relativ locker angeordnet (Ligustrum, Syringa, Forsythia; Fig. 7c), stets aber noch ziemlich groß. Die übrigen Schichten desselben Blattes haben Zellen von abgerundeter, unregelmäßiger, selten abge-

flachter Form mit vielen kleinen Interzellularen. Das Chlorophyll ist meist in den oberen Schichten reichlicher.

In den folgenden Übergangsblättern sind dann die Zellen der obersten Mesophyllschicht alle deutlich palisadenartig gestreckt (s. Fig. 10 d) und in der Oberflächenansicht stets rund (Fig. 7 d). Sie sind um so stärker gestreckt, je höher das Blatt steht, ja, oft sind sie in den oberen Übergangsblättern schon quergeteilt, oder es sind auch die Zellen der zweiten Schicht bereits palisadenartig ausgebildet. Zugleich wird von Blatt zu Blatt die Dicke der Palisadenzellen geringer und ihr Gefüge stetig dichter (Fig. 7, c—e); nur bei Lonicera und Chionanthus erweitern

Fig. 7. Forsythia suspensa. Zellen der obersten Mesophyllschicht, von der Blattfläche gesehen. a 1. Übergangsblatt, b 2. Übergangsblatt, c 3. Übergangsblatt, d 4. Übergangsblatt, e 1. Laubblatt. Bei c, d und e sind die Zellen im Querschnitt palisadenartig gestreckt. Vergr. $490/_1$.

sich sproßaufwärts zunächst die Zwischenräume der Palisaden noch etwas, schließlich aber rücken diese auch hier mehr und mehr zusammen. Die übrigen Schichten zeigen immer mehr den typischen Charakter des Schwammparenchyms: die Zellen flachen sich ab, tragen kürzere oder längere Armfortsätze und sind um so lakunöser, je höher das Blatt inseriert ist. Stets sind die Palisaden reicher an Chlorophyll.

Nach dem Vorgange anderer Autoren (s. Schramm, pag. 13) läßt sich das als Mesophyllquotient bezeichnete Verhältnis

$$\frac{\text{Dicke des Palisadenparenchyms}}{\text{Dicke des Schwammparenchyms}}$$

recht gut als Charakteristikum der Blattstruktur verwenden. Es zeigt sich dann (s. Tabelle VI, in welcher die Dicke jener Gewebe in μ angegeben ist), daß innerhalb der Reihe der Übergangsblätter der Mesophyllquotient nach oben zu stetig wächst, meist weil die Dicke des Palisadengewebes mehr zunimmt als die des Schwammparenchyms.

Tabelle VI.

	Chionanthus virginica			Forsythia suspensa			Syringa vulgaris		
	Dicke des Palisaden-gewebes	Dicke des Schwamm-parenchyms	Mesophyll-quotient	Dicke des Palisaden-gewebes	Dicke des Schwamm-parenchyms	Mesophyll-quotient	Dicke des Palisaden-gewebes	Dicke des Schwamm-parenchyms	Mesophyll-quotient
Ü (1)	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ü (2)	0	0	0	0	0	0	50	142	0,3—0,5
Ü (3)	25	51	0,5	51	117	0,4—0,5	64	79	0,7—0,9
Ü (4)	—	—	—	80	125	0,5—0.6	—	—	—
L (1)	35	58	0,6	72	138	0,5—0.6	130[1]	67[1]	1,9[1]

Erwähnenswert ist noch, daß die früher erwähnten Luftspalten mit zunehmender Insertionshöhe in den basalen Übergangsblättern kleiner und seltener werden und allmählich verschwinden (Fig. 10). Überall, wo Kristalldrusen auftreten (Rhus, Lonicera, Spiraea, Diervillea,

Fig. 8. Syringa vulgaris. Palisaden von der Blattfläche gesehen. a letztes Laubblatt, b erstes Hochblatt, c letztes Hochblatt. Vergr. $490/_1$.

Salix), nimmt ihre Zahl pro Flächeneinheit der Blattspreite mit der Insertionshöhe der Blätter ab.

In der Reihe der Hochblattformen (Syringa vulgaris, Syringa Emodi, Rhus Cotinus, Ligustrum vulgare, Hydrangea paniculata, Weigelia amabilis Carr., Spiraea Douglaii, Rhododendron praecox, Rubus plicatus,

1) Bezieht sich auf L(n).

Kelchblattspreiten von Rosa und Mespilus germanica) ergibt sich in vielen Beziehungen die umgekehrte Folge wie bei den basalen Übergangsblättern. Einerseits werden die Palisadenzellen mit zunehmender Insertionshöhe der Hochblattformen lockerer angeordnet (Rhus, Ligustrum, Syringa vulgaris, Syringa Emodi, Weigelia, Rosa), häufig auch dicker und gedrungener (Ligustrum, Syringa vulgaris, Weigelia) (Fig. 8), andererseits wird das Schwammparenchym meist dichter und die armartigen Fortsätze seiner Zellen seltener (Syringa vulgaris, Rhus, Ligustrum, Rhododendron, Rosa), was auch Kühlhorn (pag. 121) bei den von ihm untersuchten Pflanzen findet.

Eine Ausnahme von diesem Verhalten zeigen die letzten Deckblättchen einiger Pflanzen. So fehlt bei Weigelia in der ganzen Spreite des letzten Hochblattes, bei Hydrangea (Fig. 9) in der Basishälfte desselben das Palisadengewebe vollkommen, nur typisch ausgebildetes Schwammparenchym ist vorhanden. Im auffallenden Gegensatz hierzu zeigt sich im letzten Deckblättchen von Syringa Emodi, und auch in der besonnten Spitze desjenigen von Ligustrum die Tendenz, alle Mesophyllschichten palisadenartig auszubilden.

Fig. 9. Hydrangea paniculata. Zweites Hochblatt. Oberste Mesophyllschicht von der Blattfläche gesehen. a in $^2/_3$-, b in $^1/_3$ Blattlängenentfernung von der Basis. Vergr. $490/_1$.

Der Mesophyllquotient der Hochblattformen nimmt bei allen untersuchten Pflanzen — mit Ausnahme von Rhus und Syringa Emodi — mit der Insertionshöhe ab, und zwar beruht diese Abnahme in der Mehrzahl der Fälle darauf, daß das Palisadenparenchym sproßaufwärts in weit höherem Maße an Dicke abnimmt als das Schwammparenchym; bei einigen Pflanzen indessen (Rubus, Mespilus, in geringerem Maße bei Syringa vulgaris und Ligustrum) findet sogar neben der Dickenabnahme des Palisadenparenchyms eine absolute Zunahme der Dicke des Schwammparenchyms statt (s. Tabelle VII, pag. 178).

Ebenso wie in den basalen Übergangsblättern ist übrigens in den Hochblattformen (Spiraea Douglasii, Neillia, Hydrangea, Rubus) die Masse der Kristalldrusen bzw. Raphidenbündel bedeutend größer als in den Laubblättern, und auch hinsichtlich der Verteilung des Chlorophylls sind sich beide Blattarten ähnlich, da dies in den höher stehenden Hochblattformen häufig gleichmäßig über das ganze Mesophyll verteilt ist.

Tabelle VII.

	Weigelia amabilis Carr.				Syringa vulgaris				Rubus plicatus		
	Zahl der Palisaden-reihen	Dicke des Palisaden-gewebes in μ	Dicke des Schwamm-parench. in μ	Mesophyll-quotient	Zahl der Palisaden-reihen	Dicke des Palisaden-gewebes in μ	Dicke des Schwamm-parench. in μ	Mesophyll-quotient	Zahl der Palisaden-reihen	Dicke des Palisaden-gewebes in μ	Dicke des Schwamm-parench. in μ
L (n)	2 (3)	119	126	0,9	2	130	67	1,9	2	82	24
H (1)	2	71,5	121,5	0,6	2	115	79	1,5			
│	1 (2)	33	93	0,35	2	68	60	1,1	2	67	23
│	0—1	0—35	135	0—0,35	1—2	43	81	0,6	2	55	23
↓	0	0	128	0					2 (1)	42,5	32

Im allgemeinen gewinnt man, wenn man die Resultate von Schramm und Nordhausen (pag. 487) mit in Betracht zieht, von den

Fig. 10. Lonicera Caprifolium. Blattquerschnitt. a 1. Übergangsblatt, b 3. Übergangsblatt, c apikale Hälfte des 4. Übergangsblattes, d basale Hälfte des 4. Übergangsblattes. Vergr. $490/_1$.

Strukturänderungen des Mesophylls in der Gesamtreihe der laubblattförmigen Gebilde am Sproß die Vorstellung, daß der Mesophyllquotient

von den basalen Übergangsblättern an bis zur oberen Grenze der Laubblattzone stetig zunimmt und darauf in der Region der Hochblattformen gleichmäßig wieder sinkt, daß die Veränderung der Dichte des Palisadengewebes durch eine ähnliche Kurve dargestellt wird, während umgekehrt bis zu einem gewissen Grade die Dicke der einzelnen Palisaden mit ihrer Längenzunahme sinkt, mit ihrer Längenabnahme wieder größer wird.

a b

Fig. 11. Rosa (Kulturform), Blattquerschnitt. a Endfieder eines hoch inserierten Laubblattes, b Kelchspreite (3) (Länge 10,5 mm, Breite 1,5 mm). Vergr. ca. $490/_1$.

Zusammenfassung und Diskussion der Tatsachen.

Beim Verfolg der Zwischenformen, die nach Gestalt und Größe den allmählichen Übergang zwischen Tegmenten und Laubblättern vermitteln, waren wir von der Erwartung ausgegangen, daß sich auch in anatomischer Hinsicht eine gleichmäßig fortschreitende Veränderung feststellen lasse. Würden wir im voraus versucht haben, uns in groben Zügen ein Bild von diesen Strukturänderungen zu entwerfen, so dürfte dies derart ausgefallen sein, daß die Strukturmerkmale der Anfangs- und Endpunkte der Übergangsblattreihe, eben die der Tegmente und Laubblätter sich in dieser selbst im Sinne des Übergangs wiederfinden. Überblicken wir nun die wirklichen Tatsachen, so sehen wir jedenfalls, daß zwar viele, doch durchaus nicht sämtliche Strukturänderungen in der Reihe der Übergangsblätter innerhalb des Rahmens dieser unserer Erwartungen liegen.

Ich fasse zunächst kurz diejenigen Strukturänderungen zusammen, die offenbar nichts Neuartiges darstellen. Der Übergang vollzieht sich im älteren Teil der Reihe der Zwischenformen in der Weise, daß prägnante Tegmentmerkmale verschwinden[1]): die Blattdicke wird geringer,

1) Schon die inneren Tegmente zeigen gegenüber den äußeren in anatomischer Hinsicht eine Vereinfachung, wie man bereits aus den speziellen Arbeiten über Knospenschuppen ersehen kann (vgl. Grüß, Fig. 1—37). Die äußeren Tegmente stellen eben im Gegensatz zu ihrem morphologisch einfachen Charakter eine extreme Anpassung an ihre Spezialfunktion dar, und es ist eigentlich nicht recht zu verstehen, wenn hierin Brick nach seiner vorläufigen Mitteilung (pag. 385) offenbar etwas Neues zu sehen glaubt.

die Wände der Epidermis und des Grundgewebes werden allmählich dünner, in diesem treten des weiteren kleine Interzellularen auf, während die großen Luftspalte verschwinden und zugleich die Kristalldrusen seltener werden, für die die Tegmente offenbar als Ablagerungsstätte dienten, nimmt mit der Blattgröße meist auch die Größe der Zellen bis zur Grenze der Laubblattregion hin zu. Umgekehrt bereitet sich, besonders in den jüngeren Übergangsblättern, die strukturelle Formung des Laubblattes vor: bei wiederum zunehmender Blattdicke differenziert sich das zunächst isolaterale Mesophyll, oft erst nach Umwegen, zu oberseitigem Palisadengewebe und unterseitigem Schwammpyrenchym, dabei verschiebt sich das Dickenverhältnis beider Gewebe sproßaufwärts ganz allmählich zugunsten des Palisadenparenchyms, gleichzeitig steigt auch mit wachsender Assimilationstätigkeit der Übergangsblätter sproßaufwärts ihr Chlorophyllgehalt und die Gesamtmenge der Spaltöffnungen beider Blattseiten.

Es vollziehen sich indessen manche Strukturänderungen in der aufwärts verfolgten Reihe der basalen Übergangsblätter, die wir weder im Bau der Tegmente noch in dem der Laubblätter begründet finden. Dies gilt vor allem für die Art, wie sich bei vielen Pflanzen die Anordnung der Spaltöffnungen auf den Blättern dieser Reihe ändert: während auf den Knospenschuppen und Laubblättern dieser Pflanzen Spaltöffnungen oberseits entweder überhaupt fehlen oder doch nur spärlich sind, ist die Zahl oberseitiger Spaltöffnungen auf den Übergangsblättern relativ groß, derart, daß eine die Zahl der oberseitigen Spaltöffnungen darstellende Kurve ein Maximum innerhalb der Übergangsblattreihe aufweisen und von hier nach beiden Seiten abfallen würde. Hierbei fällt ein bestimmtes Abhängigkeitsverhältnis zwischen den oberseitigen Spaltöffnungen und den Palisaden auf: bei allen untersuchten Pflanzen, auf deren basalen Übergangsblättern oberseitige Spaltöffnungen vorkommen, treten in diesen Palisaden nie auf, solange die Zahl der Spaltöffnungen auf der Oberseite größer ist als die stetig zunehmende Zahl derselben auf der Unterseite.

Wie die Anordnung der Spaltöffnungen ändert sich auch die Dichte der Behaarung von den Tegmenten zu den Laubblättern in eigenartiger Weise, indem die Zahl der Haargebilde zunächst deutlich wächst, dann wieder nach der Laubblattregion hin abnimmt.

Weiterhin dürfte auch der Umstand Beachtung finden, daß nicht erst die typischen Laubblätter, wie man etwa denken könnte, sondern bereits die jüngsten Übergangsblätter, im Gegensatz zu den Tegmenten und älteren Übergangsblättern, meist recht stark wellenförmigen Verlauf

der radialen Epidermiswände aufweisen, derart, daß das Maximum der Wellung an der Grenze der basalen Übergangs- und der Laubblätter, oder sogar tiefer in der Zone der Übergangsblätter selbst liegt.

Wie ich mich an den Beispielen von Ligustrum vulgare und Syringa vulgaris überzeugte, treten übrigens diese typischen Merkmale der basalen Übergangsblätter (z. B. oberseitige Spaltöffnungen, Epidermiswellung) auch auf dem ersten Blatt von solchen Sprossen auf, die, entweder infolge des Zurückschneidens oder unter normalen Verhältnissen, aus der Achsel von Blättern derselben Vegetationsperiode entspringen.

Bezüglich des Mesophylls der basalen Übergangsblätter schließlich tritt die Tatsache hervor, daß die Palisaden in den jüngeren Übergangsblättern recht locker stehen, meist lockerer als im untersten Laubblatt.

Wir sehen also, daß einige Merkmale sich bei den Übergangsblättern in maximaler Form repräsentieren und durchaus nicht eine gleichmäßig fortschreitende Stufenfolge der Ausbildung durchmachen.

Bei den Hochblattformen läßt sich im voraus eine bestimmte Vorstellung über die zu erwartenden Strukturänderungen nur schwer bilden. Da die Blattformen nach oben zu einfacher und kleiner werden, könnte man ähnliche Bauverhältnisse wie bei den Übergangsblättern an der Sproßbasis mutmaßen und der Oberflächenverkleinerung entsprechend auch eine Reduktion der inneren Teile erwarten. Andererseits würde man bei ihnen extremen Lichtblattcharakter zu finden erwarten, wenn man sich die Veränderungen, die sich beim Verfolg der Laubblattreihe ergeben, in die Reihe der Hochblattformen hinein fortgesetzt denkt und die immerhin intensive Beleuchtung dieser Blattformen an der Peripherie der Pflanze mit in Betracht zieht.

Im Sinne einer Reduktion würde es liegen, daß die Dicke in der Tat zugleich mit der Blattgröße nach der Sproßspitze zu abnimmt und gleichzeitig die Zellen kleiner werden, während umgekehrt die Tatsache, daß die Behaarung in ungleich höherem Maße als die Zahl der Epidermiszellen wächst, für einen xerophileren, lichtblattartigen Charakter dieser Blattformen spricht.

Daneben finden wir beim Verfolg der Hochblattformen nun auch Strukturänderungen, die nicht in der Linie unserer Erwartungen liegen. So nimmt im Gegensatz zur Vermehrung der Epidermiszellen die Zahl der Spaltöffnungen stark ab, vor allem wird ihre Anordnung eine andere, indem sie häufig auch oberseits auftreten, bei den letzten Hochblättern oft ebenso zahlreich wie unterseits, während die Laubblätter gar nicht oder nur spärlich oberseitige Spaltöffnungen tragen.

Ferner weisen die Hochblattformen oft ein charakteristisches Merkmal auf, das in der Laubblattreihe bei ihrem Verfolg sproßaufwärts ganz verschwunden war: ihre radialen Epidermiswände verlaufen bei einer Anzahl von Pflanzen wellenförmig, um so stärker, je höher das Blatt steht.

Die Strukturänderungen des Mesophylls lenken insofern die Aufmerksamkeit auf sich, als nicht etwa mit abnehmender Blattdicke eine gleich starke Reduktion beider Komponenten, sowohl des Palisaden- als auch des Schwammparenchyms eintritt, so daß also der Mesophyllquotient gleich bleiben würde, sondern daß vielmehr das Dickenverhältnis beider Gewebe sich sproßaufwärts stetig zugungsten des Schwammparenchyms verschiebt; gleichzeitig werden die einzelnen Palisaden dicker und stehen meist auch lockerer.

Bei allen diesen Tatsachen fällt es auf, wie außerordentlich ähnlich die Hochblattformen, auch in den neuartig erscheinenden Eigenschaften, den basalen Übergangsblättern sind, soweit diese nicht noch irgendwie tegmentartig modifiziert erscheinen.

Wenn so die basalen Übergangsblätter und die Hochblattformen Merkmale schlechthin aufweisen können, die aus der Struktur der Tegmente oder Laubblätter nicht zu erschließen sind, oder wenn sie einige, an diesen vorhandene Merkmale in solcher Ausprägung oder Anordnung zeigen, wie man sie weder bei Zwischenformen zwischen Tegmenten und Laubblättern bzw. bei die Laubblattreihe gewissermaßen fortsetzenden Formen erwarten würde, noch auch etwa an unfertigen Entwicklungsstadien des Laubblattes finden könnte, dann darf man sie in anatomischer Beziehung als etwas schlechterdings Neuartiges gegenüber den Tegmenten und Laubblättern auffassen. Nicht nur die äußeren Tegmente also, wie Brick (pag. 385) meint, sondern auch die Übergangsblätter der Sproßbasis und die Hochblattformen weisen eine spezifische „Andersentwicklung" gegenüber dem Laubblatt auf: sie sind keine reinen Hemmungsbildungen, keine stehen gebliebenen Stadien der Laubblattentwicklung, sondern sie haben einen Entwicklungsweg eingeschlagen, der von dem des Laubblattes von einem bestimmten Stadium ab divergiert und zu einem besonderen, individuellen Blattgebilde führt.

Wir haben uns nun die Frage vorzulegen, wodurch die von der Laubblattstruktur abweichenden, besonderen Bauverhältnisse der basalen Übergangsblätter und der Hochblattformen bedingt werden und kommen damit zunächst zur Erörterung der Beziehungen, die zwischen den Strukturen dieser Blattgebilde einerseits und ihren Funktionen und äußeren Lebensbedingungen andererseits etwa bestehen.

Wir dürfen davon ausgehen, daß die Funktionen der basalen Übergangsblätter und der Hochblattformen bei den untersuchten Pflanzen im Prinzip die gleichen sind: für beide Arten von Blattgebilden handelt es sich, wie schon pag. 158 hervorgehoben ist, wesentlich darum, die jüngeren Sproßteile während ihrer Entwicklung zu schützen; hierzu kommt als Nebenfunktion die Assimilationstätigkeit.

Als Ausdruck der Schutzfunktion beider Blattarten ist es anzusehen, daß die Haare bzw. Kolleteren auf ihnen merklich dichter stehen als auf den Laubblättern.

Eben durch die Schutzfunktion der basalen Übergangsblätter und der Hochblattformen wird auch eine ziemlich steile Orientierung derselben gefordert, solange die Achse des zu schützenden Sprosses noch nicht gestreckt ist und sie selbst auch noch nicht ganz ausgewachsen zu sein pflegen; später, im ausgewachsenen Zustand, nimmt die Spreite dieser Blattgebilde bis zum frühen Abfall eine mehr horizontale Lage ein, zeigt aber gegenüber der Lichtrichtung eine gewisse Indifferenz und Starrheit der Orientierung; in einzelnen Fällen mag sie dauernd ihre Rückseite dem Lichte zukehren.

Nun sind ja besagten Blattformen bestimmte Merkmale eigentümlich, die als Abschwächung des dorsiventralen Blattcharakters aufgefaßt werden dürfen: die Spaltöffnungen sind oft auf beiden Seiten gleich zahlreich, die Epidermen gleich dick, das Chlorophyll ist in allen Mesophyllschichten oft gleich verteilt, die Palisaden stehen lockerer und sind gedrungener, das Schwammparenchym ist dichter. Man wird geneigt sein, diese Eigentümlichkeiten auf die zeitweise andere Orientierung der gerichteten äußeren Faktoren (Beleuchtung, Luftbewegung) zurückzuführen, welche durch die oben erwähnte Schrägstellung der besagten Blattgebilde während der Sproßentwicklung bedingt wird, und ich bin der Ansicht, daß in der Tat solche Beziehungen gelten, allerdings, wie wir sehen werden, nur bis zu gewissen Grenzen. Welcher Art übrigens diese Beziehungen sind, darüber läßt sich zurzeit allerdings nichts Gewisses aussagen. Sicher ist aber anzunehmen, daß eine direkte, kausale Einwirkung jener Faktoren nur eine untergeordnete Rolle spielt, denn bezüglich eines jener besprochenen Merkmale, nämlich bezüglich des Auftretens oberseitiger Spaltöffnungen konnte nachgewiesen werden, daß es, jedenfalls auf den unteren Übergangsblättern, schon in der Knospe angelegt ist, und daß bei im Dunkeln ausgetriebenen Knospen von Syringa vulgaris, Ligustrum vulgare und Lonicera Caprifolium auf den basalen Übergangsblättern ebensoviele oberseitige Spaltöffnungen ausgebildet werden wie auf normal belichteten. Es ist anzunehmen, daß

im wesentlichen das gleiche auch für die übrigen hier in Betracht kommenden Merkmale gilt, obwohl leider entsprechende Beobachtungen nicht gemacht werden konnten. Die Annahme ist um so mehr berechtigt, als wir aus neueren Arbeiten wissen (s. Nordhausen, pag. 483), daß auch bei den Laubblättern die Einwirkung der augenblicklichen äußeren Faktoren nur eine beschränkte ist.

Es ist beachtenswert, daß die basalen Übergangsblätter und die Hochblattformen Eigenschaften zeigen, die als Schattenblattmerkmale bezeichnet und als solche für gewöhnlich nur mit dem Begriff des Laubblattes verknüpft werden, ja, daß sie diese nicht nur schlechthin, sondern in stärkerem Maße als das typische Schattenlaubblatt selbst aufweisen können; ich erinnere nur an die geringe Blattdicke, an die Epidermiswellung, den niedrigen Mesophyllquotienten, die lockere Anordnung der relativ dicken und kurzen Palisaden. Für den Schattenblatthabitus speziell der Hochblattformen zeugt auch die Reduktion der Epidermispapillen auf der Unterseite der Hochblätter von Syringa Emodi, die offenbar als Schattenblattmerkmal anzusehen ist[1]) (s. Nordhausen, pag. 499).

Wenn wir berücksichtigen, daß die Lebensbedingungen der basalen Übergangsblätter und der Hochblattformen bei gleicher Funktion doch mannigfaltige Verschiedenheiten zeigen, so muß diese durchgehende prinzipielle Ähnlichkeit beider Blattarten besonders auffällig erscheinen. Insbesondere aber muß der typisch schattenblattartige Charakter mancher Hochblätter die Aufmerksamkeit auf sich lenken. Denn zweifellos sind sie intensiver belichtet als die basalen Übergangsblätter und selbst auch als die Laubblätter. Daran ändert nichts, daß in einigen Fällen eine geringe Beschattung durch Blütenteile stattfinden kann, zumal dies nur während der vollen Entwicklung der Blüten zutrifft. Ferner sind gerade an der Peripherie der Pflanze, also bei den Hochblättern, infolge der größeren Lufttrockenheit und der stärkeren Luftbewegung die Transpirationsbedingungen am günstigsten. Bei solchem Gegensatz zwischen Struktur und äußeren Lebensbedingungen können wir unbedenklich sagen, daß für jene nur innere Faktoren verantwortlich zu machen

1) Es tauchte die Vermutung auf, auch die Tatsache, daß auf manchen basalen Übergangblättern und Hochblattformen anormalerweise oberseitige Spaltöffnungen auftreten, sei analog den übrigen besonderen Eigenschaften besagter Blattformen als Schattenblattmerkmal, also (Schramm, Nordhausen) als Primärblattmerkmal aufzufassen. Eine Untersuchung der Primärblätter von Syringa vulgaris und Ligustrum vulgaris zeigte indessen, daß diese Vermutung nicht zutrifft.

sind. Wir haben damit eine Tatsache vor uns, die für das Problem der Licht- und Schattenblätter neben den neueren Erfahrungen von einiger Bedeutung sein dürfte.

Da an verschiedenen Sproßteilen, nämlich an der Basis und an der Spitze, mit einer Verminderung der Blattgröße und Vereinfachung der Form derartig gleiche und zum Teil befremdende Strukturbesonderheiten gegenüber dem Laubblatt verknüpft sind und diese um so deutlicher auftreten, je mehr die Blattgröße abnimmt, so lag es nahe, engere Beziehungen zwischen Größe und Struktur anzunehmen.

Um diese Beziehungen zu prüfen, wurden einige besonders in der Größe voneinander abweichende Blattgebilde untersucht, die, um Ungleichheiten in der Wirkung der äußeren Faktoren auszuschalten, dicht benachbart und gleich gut belichtet sein mußten. Als solche wurden die recht verschieden großen Kelchzipfel von Mespilus germanica und Rosa ausgewählt, die, wie erwähnt (pag. 160), bei beiden Pflanzen um so kleiner werden, je höher sie in der Blattstellungsschraubenlinie stehen. Bei dieser Untersuchung ergab sich ungefähr ein Strukturbild, als ob man Hochblattformen auf die gleiche Insertionshöhe zusammengedrängt hätte. Es zeigte sich nämlich, daß mit abnehmender Blattgröße die Blattdicke sank, daß ferner der Mesophyllquotient niedriger (siehe Tabelle VIII, pag. 186) und gleichzeitig das Palisadengewebe lockerer wurde. Beim Fehlen oberseitiger Spaltöffnungen auf den Laubblattspreiten waren solche auf den untersuchten Blattformen um so zahlreicher, je kleiner die letzteren erschienen — allerdings waren die absoluten Zahlenwerte in allen Fällen nicht groß (s. Tabelle V, pag. 171). Weiterhin wurde die Behaarung, wo sie überhaupt auftrat (Mespilus), mit der Abnahme der Blattgröße dichter, und endlich zeigten die kleineren Blätter in höherem Grade die Tendenz der Epidermiswellung; auch das ist noch erwähnenswert, daß die Zellgröße mit der Blattgröße sank. — Interessant ist ferner, daß ganz ähnliche Unterschiede, abgesehen vom Auftreten oberseitiger Spaltöffnungen, sich herausstellten beim Vergleich des letzten extrem kleinen Laubblattes von der Spitze eines Sprosses von Betula pendula mit dem voraufgehenden Laubblatt.

Alle diese bei Mespilus, Rosa und Betula aufgefundenen Strukturdifferenzen der verschieden großen Blätter lassen sich weder auf Unterschiede der Funktion noch auf solche der äußeren Faktoren zurückführen, es kommen allein innere Faktoren in Betracht, die offenbar mit der Entwicklungsfolge der Blätter am Vegetationspunkt bzw. mit der Blattgröße zusammenhängen; wir werden also annehmen dürfen, daß

Tabelle VIII.

	Rosa (Kulturform)				Mespilus germanica			
	Länge : Breite des Blattes in mm	Dicke des Palisaden-gewebes in μ	Dicke des Schwamm-parench. in μ	Mesophyll-quotient	Länge : Breite des Blattes in mm	Dicke des Palisaden-gewebes in μ	Dicke des Schwamm-parench. in μ	Mesophyll-quotient
Laubblatt	54 : 37	80	44	1,8	84 : 32	86	68	1,7
Kelchspreite (1)	55 : 21	82	57,5	1,45	37 : 7,5	54	48,5	1,1
" (2)	12 : 2,5	34 (46)	52 (36)	0,65 (1,3)				
" (3)	10 : 1,5	23	37	0,6				
" (4)					23 : 2	43,5	41	0,64

die letztere auch bei den Struktureigentümlichkeiten der basalen Übergangsblätter und der Hochblattformen eine Rolle spielt.

In Parallele hierzu können wir nach dem Vorgange Anheißer's (pag. 87) die Epidermiswellung mit der geringen Dicke des Spreitenteils in Verbindung bringen. da wir sie überall da auftreten sehen, wo die Blattdicke gering ist, und können sie dann eventuell als Mittel zur Erhöhung der mechanischen Festigkeit ansehen.

Die vorliegenden Untersuchungen wurden während des Wintersemesters 1912/13 und des Sommersemesters 1913 im botanischen Institut der Universität Kiel ausgeführt. Es ist mir eine angenehme Pflicht, Herrn Geheimrat Prof. Dr. Reinke, sowie Herrn Prof. Dr. Nordhausen für die Anregungen und Ratschläge, durch die sie mich in meiner Arbeit unterstützt haben, an dieser Stelle meinen herzlichen Dank auszusprechen.

Literatur.

Adlerz, E., Bidrag till knopffjällens anatomi hos träd och Buskartade växter. Bihang till Kongl. Svenska vet.-akad. Handlinger 1881, Bd. VI.

Anheißer, R., Über die arunkoïde Blattspreite. Flora 1900, Bd. LXXXVII.

Brick, Eduard, Die Anatomie der Knospenschuppen in ihrer Beziehung zur Anatomie der Laubblätter. Kurze Mitt., Ber. d. D. bot. Ges. 1903, Bd. XXXI.

Cadura, Richard, Physiologische Anatomie der Knospendecken dikotyler Laubbäume. Inaug.-Diss., Breslau 1886.

Espe, William, Beiträge zur Kenntnis der Verteilung der Spaltöffnungen über die Blattspreite. Inaug.-Diss., Göttingen 1911.

Feist, Aug., Über die Schutzeinrichtungen der Laubknospen dikotyler Laubbäume. Nova acta 1887, Bd. LI.

Goebel, K., Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Blattes. Bot. Zeitg. 1880, Bd. XXXVIII.

Grüß, Joh., Beiträge zur Biologie der Knospe. Pringsh. Jahrb. f. wissensch. Bot. 1892, Bd. XXIII.

Henry, Knospenbilder. Nova acta 1847, Bd. XIV, pars 1.

Kühlhorn, Zur Kenntnis des Baues der Laubblätter der Dikotylen. Inaug.-Diss., Göttingen 1908.

Lubbock, John, On Stipules, their forms and functions. Journ. of the Linnean Society, Botany, Vol. XXVIII, XXX, London 1891, 1895.

Ders., On buds and stipules. Journ. Linn. Soc. Bot. 1897—98, Vol. XXXIII.

Ders., On buds and stipules. London 1899.

Mikosch, Karl, Beiträge zur Anatomie und Morphologie der Knospendecken dikotyler Holzgewächse. Sitzungsber. d. Kais. Akad. d. Wiss., Bd. LXXIV, Abt. 1, mathem.-naturw. Klasse, Wien 1876.

Nordhausen, Max, Über Sonnen- und Schattenblätter, 2. Mitteilung. Ber. d. D. bot. Ges. 1912, Bd. XXX.

Schramm, Richard, Über die anatomischen Jugendformen der Blätter einheimischer Holzpflanzen. Separatum aus Flora 1912, Bd. CIV.

Schumann, C. G. R., Anatomische Studien über die Knospenschuppen von Koniferen und dikotylen Holzgewächsen. Bibl. bot. Kassel 1889.

Schumann, Karl, Praktikum für morphologische und systematische Botanik. Jena 1904.

Yapp, R. H., Spiraea Ulmaria L. and its bearing on the problem of xeromorphy in Marsh plants. Annals of botany 1912, Bd. XXVI.

Eingegangene Literatur.

C. Baumann, Die Vegetation des Untersees. Verlag von Huber u. Co., Frauenfeld. Preis: 50 Pf.

Beiträge zur Biologie der Pflanzen, begr. von F. Cohn, herausgeg. von F. Rosen, XIII, 1 (Enthält: G. Lindner, Über die Gasbewegung in dikotylen Holzgewächsen; R. Schaede, Studien zur Stammesgeschichte der Gefäßpflanzen. S. U. Kern's Verlag, Breslau).

M. Büsgen, Der deutsche Wald. 2. Auflage mit zahlreichen Abbildungen und 3 Tafeln (Naturw. Bibl. für Jugend und Volk). Verlag von Quelle u. Meyer in Leipzig. Preis: geb. M. 1,80.

J. Györffy, Botanische Museumshefte (Botanikai Múzeum Fühbek), Bd. I, Jahrg. 1915, Klausenburg 1916.

Kerner's Pflanzenleben, 3. Aufl., bearbeitet von Prof. Dr. A. Hansen, I. u. II. Verlag des bibliogr. Instituts in Leipzig.

C. Leverenz, Vergleichende Sortenversuche mit Dickkopf-Winterweizen in den Jahren 1901—1910 (Arb. der deutschen Landwirtsch.-Gesellsch., Heft 298).

H. Molisch, Pflanzenphysiologie als Theorie der Gärtnerei. Mit 129 Abbildungen im Texte. Jena 1916, Verlag von G. Fischer. Preis: 10 M.

Rayss, Le Coelastrum proboscideum; Kryptogamenflora der Schweiz, V, 2. Verlag von K. J. Wyss, Bern 1915.

Scheitelzellsegmentierung und Blattstellung der Laubmoose.

Von **Edmund M. Merl.**

(Mit 13 Figuren im Text.)

Die Vorgänge, die bei vielen Laubmoosen statt der gemäß dem Wachstum mit dreischneidiger Scheitelzelle zu erwartenden $^1/_3$-Stellung Blattstellungen einer höheren Divergenz bedingen, sind trotz der umfangreichen bereits hierüber vorhandenen Literatur noch immer nicht genügend geklärt. Lange Zeit war die Lorentz'sche Theorie[1]) die herrschende, die jene Abweichungen dem eigenartigen Teilungsmodus der Scheitelzelle des Laubmoosstämmchens zuschrieb. Die jüngste von der Scheitelzelle abgetrennte Segmentwand pflegt nämlich bei den hier in Frage kommenden Moosen nicht, wie es bei der dreiseitigen Scheitelzelle höherer Kryptogamen die Regel ist, parallel zur viertletzten zu verlaufen, sondern „greift in anodischer Richtung vor", wodurch das neue, sich zum Blatt entwickelnde Segment schon bei seiner Anlage eine asymmetrische Gestalt erhält. Correns[2]) zeigte an der Hand von Winkelmessungen und Winkelkonstruktionen, daß dieser Umstand zur Erklärung der tatsächlich bestehenden Divergenz nicht genügt. Vielmehr macht er nachträgliche seitliche Verschiebungen der Segmente noch innerhalb der Scheitelregion, hervorgerufen durch asymmetrisches Wachstum des einzelnen Segments und die daraus resultierende Torsion für das Zustandekommen größerer Divergenzen verantwortlich. Correns hat für diesen Vorgang den Ausdruck „Scheiteltorsion" eingeführt. In seinen Folgerungen weitergehend, spricht er die Vermutung aus, daß das Vorgreifen der Innenkante des jüngsten Segments nicht von Anfang an gegeben ist, sondern daß diese Wand ursprünglich parallel zur viertletzten angelegt wird und erst durch nachträgliches asymmetrisches Wachstum des Segments die in anodischer Richtung vorgreifende Stellung erhält. Diese Annahme fand eine Stütze an den Untersuchungen Seckt's[3]), der tatsächlich Parallelität der erwähnten Segmentwände bei einigen Moosscheiteln zu finden glaubte und die Gültigkeit der Schwendener'schen Theorie auch für die

---

1) Lorentz, P. G., Moosstudien. Leipzig 1864, pag. 21.

2) Correns, C., Über Scheitelwachstum, Blattstellung und Astanlagen des Laubmoosstämmchens. Festschrift für Schwendener. Berlin 1899.

3) Seckt, H., Beiträge zur mechanischen Theorie der Blattstellungen bei Zellenpflanzen. Botan. Zentralbl., Beihefte, Bd. X (1901).

Laubmoose, die von Goebel[1]) abgelehnt worden war, zu beweisen suchte. Daß Seckt's Untersuchungen jedoch noch keine endgültige Erledigung der alten Streitfrage bedeuten, bemerkte bereits Giesenhagen[2]). Goebel[3]) erklärt im Gegensatz zu Correns und Seckt die Scheiteltorsion lediglich durch Wachstum der Sproßachse nicht durch irgendwelche hypothetischen Druckverhältnisse zwischen den Blättern untereinander oder mit der Sproßachse. Er stellt den Vorgang als analog den spirotrophen Stengeltorsionen verschiedener Monokotylen gegenüber. Bezüglich des Wachstums der Scheitelzelle[4]) weist er darauf hin, daß die Annahme Seckt's jedenfalls keine allgemeine Gültigkeit haben kann, da bei manchen Moosen die Innenkante des jüngsten Segments eine Stellung einnimmt, die niemals aus einer zur viertletzten Wand parallelen hervorgegangen sein kann. Hinsichtlich weiterer, namentlich älterer Literatur sei auf die Zitate bei den genannten Autoren verwiesen.

Ziel der vorliegenden Untersuchungen wird im wesentlichen sein zu prüfen, wie die jüngste Segmentwand der Scheitelzelle sich bildet und welche Schlüsse sich daraus für die Beurteilung der Frage der Scheiteltorsion ziehen lassen.

Material und Methode.

Gegen Seckt's Arbeit läßt sich hauptsächlich geltend machen, daß sie sich auf ein zu geringes Untersuchungsmaterial stützt. Es war daher mein Bestreben, bei einer möglichst großen Anzahl von Moosen verschiedener Gattungen und Familien die Scheitelzellen zu untersuchen. Bis auf einiges von Herrn Geheimrat v. Goebel gütigst zur Verfügung gestelltes Material von Dawsonia und einem amerikanischen Pogonatum wurden nur häufigere, einheimische Arten verwendet. Das Material wurde, wenn irgendmöglich, im Freien gesammelt, da bei den anormalen Bedingungen der Laboratoriumskultur — Feuchtkultur usw. — eventuelle unkontrollierbare Beeinflussungen des Scheitelwachstums nicht ausgeschlossen waren. Wo daher kultivierte Pflanzen herangezogen wurden, wird dies angegeben sein. Ferner halte ich es für wichtig, genau die Zahl der jeweils untersuchten Scheitelzellen anzugeben, da nur so sich entscheiden läßt, ob zweifellos auch vorkommende Abnormitäten oder regelmäßig auftretende Fälle vorliegen. — Die zweckmäßigste Methode

1) Goebel, K. v., Organographie, 1. Aufl. Jena 1898, pag. 352.

2) Giesenhagen, K., Studien über die Zellteilung im Pflanzenreich. Stuttgart 1905, pag. 86.

3) Goebel, K. v., Organographie. 2. Aufl., Jena 1913, I. Teil, pag. 207.

4) Goebel, K. v., Organographie, 2. Aufl., Jena 1915, II. Teil, pag. 794.

zur Bearbeitung eines größeren Materials ist die Einbettung der Objekte in Paraffin und Zerlegung in genügend dünne Serienschnitte. Die Schnittdicke meiner Präparate betrug stets 5 μ. Als Fixierungsmittel bewährte sich Juel'sche Lösung (in der schwächer alkoholischen [50 %igen] Form). Nur bei Sphagnum verwandte ich schwache Flemming'sche Lösung. Um unnötiges Aufkleben allzulanger Schnittbänder zu vermeiden, empfiehlt sich Stückfärbung mit Eosin und Durchmustern der unaufgeklebten Bänder unter dem Mikroskop. Als Färbemittel gebrauchte ich Hämatoxylin nach Ehrlich mit darauffolgender Behandlung der gut differenzierten Präparate mit Lichtgrün — Nelkenöl zum Zweck der Membranfärbung.

Es folgt hier eine Übersicht über die von mir bearbeiteten Moose nach ihrer Familienzugehörigkeit geordnet.

I. Bryales:	A. Acrocarpi:	Dicranaceae:	Distichium capillaceum.
			Dicranum scoparium.
			Dicranella heteromalla.
		Leucobryaceae:	Leucobryum glaucum.
		Pottiaceae:	Barbula paludosa.
		Bryaceae:	Bryum cirratum.
			Rhodobryum roseum.
		Mniaceae:	Mnium rostratum.
			„ punctatum.
			„ undulatum.
		Aulacomniaceae:	Aulacomnium palustre.
		Weberaceae:	Diphyscium sessile.
		Polytrichaceae:	Polytrichum juniperinum.
			„ strictum.
			Pogonatum sp.
			Catharinaea undulata.
		Dawsoniaceae:	Dawsonia superba.
	B. Pleurocarpi:	Leucodontaceae:	Leucodon sciuroides.
		Neckeraceae:	Neckera crispa.
			„ complanata.
			Homalia trichomanoides.
		Leskeaceae:	Thuidium recognitum.
		Hypnaceae:	Hypnum molluscum.
			Scleropodium purum.
			Hylocomium splendens.
			„ triquetrum.
Sphagnales:			Sphagnum sp.

Distichium capillaceum.

Diese Art gehört nach Correns (a. a. O.) zu den wenigen zweizeilig beblätterten mit zweischneidiger Scheitelzelle wachsenden Laubmoosen. Meine an drei Stämmchen vorgenommenen Untersuchungen bestätigten die Richtigkeit der Correns'schen Angaben. Die Art schaltet also für unsere Zwecke aus.

Dicranum scoparium.

Dicranum wurde bereits von Seckt untersucht. Schimper[1]) gibt als Blattstellung bei zwei anderen Arten derselben Gattung $^3/_8$, bei einer dritten $^5/_{13}$ an. Bei meinen Querschnittpräparaten ergab sich (bei sieben Scheiteln) eine Divergenz von annähernd $^4/_{11}$, in zwei Fällen nach $^3/_8$ neigend. Eine absolut genaue Bestimmung war mir natürlich weder bei dieser noch einer der später angeführten Arten möglich, schon weil ein genauer Mittelpunkt des Scheitels sich nicht angeben läßt, also Bestimmung der Divergenzen durch Winkelmessungen stets mehr oder minder willkürlich beeinflußt ist, die anderen Methoden der Divergenzbestimmung aber ebenfalls nur relativ genaue Werte liefern können. Übrigens sind diese Befunde ja für die engere Frage nicht von Bedeutung.

Seckt gibt an, er habe bei Dicranum scoparium Parallelität zwischen jüngster und viertältester Segmentwand vorgefunden. Hier bedarf zunächst ein für allemal der Ausdruck „Parallelität" in dieser Anwendung einer Kritik.

Er enthält die stillschweigende Voraussetzung, daß es zulässig sei, die gebogenen Linien der Segmentwände in den einzelnen Schnittbildern durch Gerade zu ersetzen. Auch Correns verwendet diese Methode, in der Annahme, daß die stets vorhandene Durchbiegung erst sekundär erfolgt sei: den Beweis hierfür hat bis jetzt noch niemand erbracht und damit wird auch besser jene auf dieser Vermutung gegründete Methode zu vermeiden sein, zumal, wie wir noch sehen werden, der eigenartige Verlauf der Wände sehr zu ungunsten obiger Annahme spricht. Statt der Bezeichnung „parallel" oder „nicht parallel" soll also in diesem Zusammenhang die alte Bezeichnung „in anodischer Richtung nicht vorgreifend, bzw. vorgreifend" gebraucht werden. — Die untersuchten Sprosse zeigten die jüngste Scheitelzellwand deutlich in anodischer Richtung vorgreifend und zwar sowohl bei den drei Fällen, wo im

1) Schimper, W. P., Recherches anatomiques et morphologiques sur les Mousses. Strasbourg 1848.

jüngsten Segment noch keine weitere Teilung vorlag, wie in den übrigen vier Fällen, die bereits Teilungen hatten. Das Vorgreifen war so klar, daß von Parallelität selbst beim Heraussuchen einer besonders günstigen Schnitthöhe nicht gesprochen werden konnte. Die Bilder wichen stark von Seckt's Figuren ab. Ein gradueller Unterschied im Vorgreifen der jüngsten Segmentwand an den verschieden alten Sprossen war nicht zu bemerken.

Dicranella heteromalla.

Die Blattstellung der drei untersuchten Exemplare betrug $^3/_8$, bei einem mit Neigung nach $^2/_5$ in den obersten Schnittlagen der Serie. Bei zwei Sprossen waren im jüngsten Segment bereits Teilungen vorhanden, beim dritten fehlten solche noch. Gleichwohl war die jüngste Segmentwand auch in diesem Falle, wie in den beiden anderen in anodischer Richtung vorgreifend.

Leucobryum glaucum.

Von den vier untersuchten Scheiteln hatten alle $^3/_8$-Stellung. Die jüngsten Segmente waren alle bereits geteilt. Die jüngste Scheitelzellwand war anodisch vorgreifend. Von der „Parallelität", die Seckt angibt, konnte ich nichts bemerken. Daß in diesem Falle die jüngsten Segmente schon ein längeres Wachstum seit ihrer Abtrennung von der Scheitelzelle hinter sich hatten, ist richtig. Trotzdem sind nach den oben bei Dicranum und Dicranella gemachten Erfahrungen, die durch die folgenden Untersuchungen sich bestätigten, die Resultate nicht wertlos.

Barbula paludosa.

Die Blattstellung schwankte an den sieben vorliegenden Sprossen zwischen $^3/_8$ und $^4/_{11}$. Die Innenkante des jüngsten Segments war in drei Fällen deutlich anodisch vorgreifend, in vier Fällen konnte man ein Vorgreifen nicht klar wahrnehmen. Dabei schien das Alter der Segmente keine Rolle zu spielen, denn zwei der nicht vorgreifenden Segmente waren bereits geteilt, eines ungeteilt, beim vierten war das Bild undeutlich. Von den vorgreifenden Segmenten waren zwei ungeteilt, das dritte geteilt.

Bryum cirratum.

Dies Moos bot im wesentlichen dasselbe Bild, wie die schon besprochenen Arten. Im ganzen gelangten 14 Sprosse zur Untersuchung. Bei sieben war das jüngste Segment noch ungeteilt, bei den übrigen

geteilt. Ich habe bisher noch nichts über die Form der das jüngste Segment von der Scheitelzelle trennenden Wand gesagt, wiewohl eigentlich Wandstellung und Wandgestalt hier kaum zu trennen sind. Bei dieser Art, die sich aus technischen Gründen besser zur Untersuchung eignete, sei dies daher an der Hand einiger Zeichnungen nachgeholt. Fig. 1 *a—g* stellt eine Reihe von Schnitten durch eine Scheitelzelle dar, deren jüngstes Segment noch einzellig ist. Wie in allen übrigen Prä-

Fig. 1 *a—g*. Bryum cirratum. Scheitel des Stämmchens in Serienschnitte zerlegt.

paraten von Bryum cirratum erscheint die jüngste Scheitelzellwand stark in anodischer Richtung vorgreifend. Verfolgen wir nun die Schnitte der Reihe nach von oben nach unten, so fällt uns zunächst auf, daß das Maß des Vorgreifens durchaus nicht gleich bleibt. Würde man etwa den Versuch machen — unter Voraussetzung der Zulässigkeit der Ersetzung gekrümmter Linien durch Gerade —, den Winkel zwischen Außen- und Innenkante des jüngsten Segments zu bestimmen, so be-

käme man beträchtlich schwankende Werte. Daraus geht klar die Unrichtigkeit der Methode hervor, das jeweils gerade am deutlichsten hervortretende Einstellungsbild bei einem Aufhellungspräparat zu vergleichenden Messungen zu benützen. Wir haben es hier eben nicht mit Ebenen, sondern mit gekrümmten, noch dazu höchst kompliziert gekrümmten Flächen zu tun und wie diese, so verhalten sich in mehr oder weniger starkem Maße alle von mir untersuchten Moose. Vergleichen wir Schnitt *a* mit *g*, so sehen wir, daß die Innenkante des jüngsten Segments in *a* konkav nach innen, in *g* dagegen konvex nach innen ist, die dazwischen liegenden Schnitte zeigen den allmählichen Übergang. Diese Erscheinung kehrt bei fast allen Moosen wieder, bei anderen Arten sogar noch schöner als hier. Ein Längsschnitt durch die Wand würde also ein S-förmiges Bild von ihr ergeben. Die Wand muß somit eine windschief gebogene Fläche sein, im oberen Teil konkav, im unteren konvex nach innen. Zu dieser Krümmungsart kommt aber hier offenbar noch eine zweite, die sich in einer scharfen Drehung des ganzen Segments äußert und am stärksten bei den jüngsten, innersten Segmenten, am schwächsten bei den ältesten, äußeren zu erkennen ist. Fig. 1 *a*—*g* zeigt, wenn man versucht, die oberen Schnitte mit den unteren zur Deckung zu bringen, dies sehr deutlich.

Rhodobryum roseum.

Fünf Sproßspitzen kamen zur Untersuchung. Alle zeigten einen ähnlichen Typ wie die bisher besprochenen. Schimper (a. a. O.) gibt die Blattstellung mit $^5/_{13}$ an. Ich fand in zwei Fällen $^5/_{13}$, in zwei annähernd $^3/_8$-Stellung. Der Scheitel ist hier sehr flach, so daß sich nur die jüngsten Segmente gut im gleichen Querschnitt verfolgen lassen. Das jüngste Segment war in allen Fällen bereits geteilt, die Innenkante in anodischer Richtung vorgreifend.

Mnium rostratum.

Hier ist zu unterscheiden zwischen den zarteren Ausläufern und den orthotropen Hauptsprossen. Bei den Hauptsprossen konnte ich zwei verschiedene Typen der Scheitelzellteilung feststellen, deren Vorkommen bei ein und demselben Moos zunächst sonderbar erscheint. Der eine ist der uns von den bisher behandelten Formen her bekannte: Die Scheitelzelle ist auf allen Schnitten dreiseitig, die Innenkante greift in anodischer Richtung vor (Fig. 2 *a*—*h*). Fig. 3 repräsentiert den anderen Typ. Schnitt *a*—*f* folgen noch dem Schema 1. In Schnitt *g* dagegen springt die Innenkante des jüngsten Segments von Wand 2 auf 4 über,

wodurch die Scheitelzelle eine fünfkantige Gestalt erhält, da bei der vorhergehenden Segmentierung der Vorgang sich in gleicher Weise abspielte. Schnitt *h* zeigt noch dasselbe Bild. Bei Schnitt *i* tritt aber die Innenkante von Wand 4 wieder auf Wand 2 zurück. Die jüngste Scheitelzellwand ist also auch hier windschief und zwar ist der Krümmungsmodus derselbe wie der oben besprochene: im oberen Stück

Fig. 2 *a—h*. Mnium rostratum. Scheitel des Stämmchens in Serienschnitte zerlegt. Typ 1.

ist die Wand nach innen konkav, im unteren nach innen konvex, nur daß die rückläufige Krümmung so stark ist, daß die Wand gar nicht mehr Wand 2 trifft, sondern Wand 4. — Auch die Drehung der ganzen inneren Segmente ließ sich beim Versuch einen der obersten Schnitte mit einem der untersten zur Deckung zu bringen erkennen, wenn sie

auch viel weniger augenfällig ist als in Fig. 1. — Daß ein solcher Verlauf der Wand niemals aus einer „parallelen“ Wandstellung hervorgegangen sein kann, ist wohl nicht weiter auszuführen. Ein ähnliches Scheitelzellbild hat zuerst Hofmeister[1]) von einem Polytrichum formosum gegeben. Da indes der Fall nur einmal erwähnt wurde, hat man ihm leider nicht die prinzipielle Bedeutung beigemessen, die ihm zukommt. Goebel (a. a. O. 1915) bringt eine Abbildung von Catharinaea undulata (s. unten), die dieselben Verhältnisse aufweist.

ig. 3 *a*—*i*. Mnium rostratum. Scheitel des Stämmchens in Serienschnitte zerlegt. Typ 2.

Es wäre nun zu untersuchen, ob das Vierkantigwerden der cheitelzelle von irgendwelchen äußeren Faktoren abhängt, ob hier nur ereinzelt vorkommende Abnormitäten vorliegen oder ob sich solche älle auch bei anderen Moosen regelmäßig finden.

Ich habe im ganzen 16 Hauptsprossen von Mnium rostratum beachtet, sämtliche Schnitte gezeichnet und habe um womöglich die

1) Hofmeister, W., Über die Zellenfolge im Achsenscheitel der Laubnoose. Bot. Ztg. 1870, pag. 461.

Scheitelzellen hinsichtlich ihres relativen Alters zwischen zwei Teilungsschritten zu vergleichen die Dreiecksseiten in der Zeichnung an der Stelle, an der die Scheitelzelle den größten Umfang besaß, gemessen. Natürlich sind derartige Messungen höchst ungenau; denn es muß dabei die gekrümmte Dreiecksseite durch eine Gerade ersetzt werden, die Wahl der betreffenden zu messenden Schnittstelle beruht auf Schätzung, im Falle von Vier- bzw. Fünfkantigkeit wurde das sehr kurze vierte Seitenstück vernachlässigt; außerdem ist noch nicht bekannt, ob das Wachstum der Scheitelzelle nach oben und nach den Seiten gleichmäßig erfolgt, es wäre denkbar, daß noch ein Wachstum nach oben stattfindet, nachdem das Wachstum in die Breite bereits aufgehört hat, und schließlich passieren alle diese Vergleiche auf der Annahme, daß das Scheitelzellwachstum zwischen zwei Teilungschritten konstant ist, d. h. eine neue Teilung erst eintritt, wenn eine als gleichbleibend angenommene Maximalgröße erreicht ist. — Als zweites Kriterium für das Alter der Scheitelzelle habe ich, wie Seckt, das Vorhandensein bzw. Fehlen von Teilungen im jüngsten Segment benützt.

Scheitelzelle Nr.	Seriennummer des gemessenen Schnittes	Seitenlänge in Millimeter Vergr. zirka	Jüngstes Segment		
1	6	43 : 38 : 38	geteilt	Typ 2	Scheitelzelle in Teilung
2	5	46 : 38 : 39	„	„ 1	„ „ „
3		41 : 34 : 36	„	„ 2	
4	4	41 : 34 : 31	ungeteilt	„ 1	
5	4	36 : 31 : 29	„	„ 1	
6	4	35 : 23 : 32	„	„ 1	
7	5	35 : 27 : 29	„	„ 1	
8	5	40 : 32 : 33	„	„ 1	
9	4	39 : 28 : 32	„	„ 1	
10	6	40 : 34 : 36	„	„ 2	
11	5	35 : 35 : 34	„	„ 1	
12	4	34 : 27 : 29	„	„ 2	Scheitelzelle in Teilung
12 + 1. Segment	4	41 : 34 : 37			
13	5	43 : 31 : 39	geteilt		
14	4	44 : 32 : 36	„	„ 2	
15	6	43 : 29 : 34	ungeteilt	„ 2	
16	4	40 : 30 : 35	„	„ 2	

Aus dieser Übersicht ergibt sich, daß zwischen Größe bzw. Alter der Scheitelzelle und Übergreifen der Segmentwände keinerlei Beziehungen bestehen; auch bezüglich des Maßes des Vorgreifens in anodischer Richtung zeigt sich in dieser Reihe keinerlei Zusammenhang mit Größe bzw. Alter der Scheitelzelle, wenn auch hier aus den schon bei Bryum angeführten Gründen der Vergleich nur auf Schätzung

beruhen konnte. Fig. 4 *a—i* stellt eine bereits ältere Scheitelzelle (Segment zweigeteilt!) dar, die jedenfalls kein stärkeres anodisches Vorgreifen aufweist als die beiden in Fig. 2 und 3 abgebildeten jüngeren Scheitelzellen. — Die Häufigkeit des Vorkommens von Typ 2 lehrt, daß es sich um keine Abnormität, sondern um einen ebenso normalen Vorgang wie bei Typ 1 handelt und ich vermute, daß beide Typen auch durch Übergänge verbunden sind, denn bei anderen Moosen fand ich öfters ein Ansetzen der jüngsten Wand in der Ecke zwischen Wand 2 und 4.

Fig. 4 *a—i*. Mnium rostratum. Scheitel des Stämmchens in Serienschnitte zerlegt.

Ausläufer. Es gelangten vier Sproßspitzen zur Untersuchung. Die Blattstellung schwankte zwischen $^3/_8$ und $^4/_{11}$. Geteilt war das jüngste Segment in einem Fall (Typ 1), sonst war es ungeteilt. Eine Scheitelzelle war nach Typ 2 geteilt. Die jüngste Segmentwand war bei allen Scheiteln in anodischer Richtung vorgreifend.

Ein von Mnium punctatum untersuchter Sproß (leider waren sämtliche übrigen von dieser Art eingebetteten Stämmchen im Begriff

zur Bildung von Sexualorganen überzugehen) zeigte ebenfalls eine vorgreifende jüngste Segmentwand, Teilung im jüngsten Segment, Blattstellung $^3/_8$.

Mnium undulatum.

Von vier Hauptsprossen besaßen drei noch ungeteilte jüngste Segmente. Die Blattstellung war $^3/_8$—$^4/_{11}$. Die Innenkante des jüngsten Segments griff stets in anodischer Richtung vor. Herrschend war Typ 1. Typ 2 habe ich bei Mnium undulatum nicht beobachtet, indes mag er auch hier vorkommen. Für die „ramuli" gibt Schimper $^2/_5$-Stellung, im Gegensatz zur $^3/_8$-Stellung der Hauptsprosse an. Jedoch habe ich diese Angabe nicht nachgeprüft.

Etiolierte Sprosse von Mnium undulatum.

Die Untersuchung der Abhängigkeit des Verlaufs der fraglichen Segmentwand von äußeren Bedingungen beschränkte sich auf einige Versuche mit stark veränderten Ernährungsbedingungen. So wurde, um womöglich Blattstellung und Scheitelzellsegmentierung zu beeinflussen, eine Kultur von Mnium undulatum über 2 Monate in Feuchtkultur, halb verdunkelt, gehalten. Die stark etiolierten nur mehr schuppenartigen blättchentragenden Sprosse (untersucht sieben) hatten eine Blattstellung von $^4/_{11}$—$^3/_8$. Das jüngste Segment war in drei Fällen geteilt, bei den übrigen ungeteilt, seine Innenkante stets in anodischer Richtung vorgreifend. Die Scheitelzelle war nach Typ 1 gebaut. Das Etiolement hatte also in diesem Falle keine Veränderung der Scheitelzellsegmentierung zur Folge.

Aulacomnium palustre.

Das Material sammelte ich im Gewächshaus zwischen Sphagnumpolstern. Wir werden hier zwischen Tragsprossen und Brutblattträgern zu unterscheiden haben. An den Tragsprossen war die Blattstellung $^5/_{13}$ bzw. $^7/_{18}$. Das jüngste Segment war in allen Fällen ungeteilt. Die Scheitelzelle zeigt durchweg den Typ 2 und da der Schnittpunkt von Wand 1 mit 4 durchschnittlich im Verhältnis weiter von der Ecke entfernt liegt, wie bei Mnium rostratum, da ferner das Übergreifen der jüngsten Segmentwand von Wand 2 auf 4 schon nahe der Sproßspitze erfolgt, so erhalten wir ein ähnliches Bild, wie es (s. unten) für Thuidium recognitum gegeben ist. Scheitelzellen dieser Form leiten sich zwar nach ihrer Teilungsart von der dreischneidigen Scheitelzelle ab, verdienen aber ihrer Gestalt nach kaum mehr diesen Namen. Der

von Seckt abgebildete Scheitel von Aulacomnium palustre ist mir nur verständlich, wenn ich annehme, daß Seckt die allerhöchste Ansicht einer vielleicht noch abnormen Scheitelzelle wiedergibt.

Denn auch Brutäste, bei denen ich noch am ehesten ähnliche Bilder erwartet hätte, waren genau nach dem Schema der Hauptäste am Scheitel segmentiert. Von fünf mir vorliegenden Präparaten zeigen zwei eine Blattstellung nach $^7/_{18}$, zwei nach $^5/_{13}$, im fünften Falle war die Blattstellung unregelmäßig (möglicherweise durch ähnliche Vorgänge veranlaßt, wie bei Aulaconium androgynum (s. Goebel, Organogr., 1915, pag. 837).

Diphyscium sessile.

Leider war fast mein gesamtes Material in Bildung von Sexualorganen begriffen, jedoch fand sich ein Präparat, das die Verhältnisse bei der Scheitelzellteilung sehr klar zeigte. Die Blattstellung war $^3/_8$. Das jüngste Segment bestand nur aus einer Zelle. Die Scheitelzelle war fünfkantig (also Typ 2), und zwar trat das Übergreifen der Innenkante des Segments schon so nahe der Spitze ein, daß die Scheitelzelle eigentlich in keiner Schnitthöhe eine dreischneidige Form aufwies.

Polytrichum juniperinum.

Bei diesem Moos untersuchte ich teils ganz junge eben vom Protonema gebildete Pflänzchen, teils ausgetriebene Astanlagen einiger in ca. 1 mm lange Stückchen zerschnittener Stämmchen, die ich auf feuchten Torf ausgelegt hatte.

Goebel[1]) stellte für Dawsonia superba bei jungen Pflanzen $^1/_3$-Stellung fest. Es lag nun die Annahme nahe, daß sich auch unser einheimisches Polytrichum ähnlich verhalte. Indes ergab sich, daß die von Polytrichum juniperinum aus dem Protonema gezogenen Pflanzen bereits Divergenzen höherer Ordnung hatten und daß bei allen untersuchten Scheitelzellen dieser Art die Innenkante deutlich in anodischer Richtung vorgreifend war. Und zwar zeigten von den Protonemapflänzchen fünf Scheitelzellen nach Typ 1, zwei Scheitelzellen nach Typ 2.

Der Versuch mit den Astanlagen sollte eine Veränderung der Blattstellung bzw. des Segmentierungsmodus der Scheitelzelle bezwecken, herbeigeführt durch die geringe Masse der zur Verfügung stehenden Baustoffe. Statt der erwarteten $^1/_3$-Stellung und Scheitelzellen mit anodisch nicht vorgreifender Segmentwand fand sich bei allen (acht) Stämmchen bereits stark gedrehte Blattstellung und Scheitelzelltyp 2.

1) Goebel, K. v., Archegoniatenstudien. Flora 1906, pag. 6.

Wie Polytrichum juniperinum verhielt sich Pogonatum sp. (Massachusetts), deren jüngste Sprosse bei der Voruntersuchung eine der $^1/_3$-Stellung nahe kommende Divergenz gezeigt hatten. Die Scheitelzelle bot auf allen Schnitten (untersucht zwei Stämmchen) das gleiche Bild, wie die letzte Art. Die jüngsten Segmente waren noch ungeteilt.

Polytrichum strictum.

Was bei diesen Moosen nicht gelungen war, fand sich unerwartet bei einigen ausgetriebenen Astanlagen unzerstückelter Stämmchen von Polytrichum strictum. Die jungen Sprosse, von denen fünf näher untersucht wurden, waren, soweit sich ohne Schnittpräparat sehen ließ, alle nach $^1/_3$ beblättert. Die Schnitte durch den Sproßgipfel ergaben jedoch bei vier Exemplaren stets schon eine mehr oder minder gedrehte Blattstellung. Die Scheitelzellen ent-sprachen dem Typ 2. Das jüngste, fünfte Stämmchen aber wies noch nahezu $^1/_3$-Stellung und eine Scheitelzelle auf, deren jüngste Segmentwand auf den oberen Schnittlagen kaum anodisch vorgreifend angelegt war und erst in den tieferen Schnitten stärkere Asymmetrie des jüngsten Segments zeigte (Fig. 5). Allerdings ist auch hier die $^1/_3$-Stellung nur bei den ältesten Blättern des Schnittes noch deutlich, die folgenden jüngeren zeigen bereits die beginnende Drehung. — Es scheint also bei dieser Art im Jugendzustand $^1/_3$-Stellung, verbunden mit einer Scheitelzelle, deren jüngste Segmentwand kaum oder nur

Fig. 5. Polytrichum strictum. *1* Scheitel quer, *2*, *3*, *4* Scheitelzelle auf den nächst tieferen Schnittlagen.

enig vorgreift, zu herrschen. Im Laufe der Entwicklung geht jedoch ieser Zustand in den über, den wir beim älteren Polytrichumstämmchen u finden pflegen.

Catharinaea undulata.

Auch hier erschien Typ 2 der herrschende zu sein. Von 18 Scheitel-ellen zeigte nur eine einzige den Typ 1. Der Scheitel ist sehr flach, e freie Oberfläche der Scheitelzelle äußerst klein (vgl. Fig. 12) und ie bei Diphyscium ist die Scheitelzelle schon ganz nahe der Spitze erkantig, etwas weiter unten fünfkantig. Etwa die Hälfte aller unter-chten Scheitel hatte ungeteilte jüngste Segmente. Die Blattstellung ar durchweg $^3/_8$.

Dawsonia superba.

Die Art bietet gegenüber Catharinaea und den vorhergehenden um Neues. Die Scheitelzelle (untersucht drei Stämmchen) ist kürzer id dem ganz flachen Scheitel sogar leicht eingesenkt. Sonst herrschte e Scheitelzellsegmentierung nach Typ 2. Das jüngste Segment war ch einzellig.

Noch verbreiterter als bei den Acrocarpi scheint das Teilungs-hema 2 bei den Pleurocarpi zu sein.

Leucodon sciuroides.

Die Blattstellung der fünf untersuchten Pflänzchen war ungefähr 1. Das jüngste Segment war nur in einem Falle geteilt. Die Seg-entierung erfolgt durchweg nach Typ 2.

Neckera crispa.

Es wurden neun Scheitelzellen untersucht. Bei allen war das gste Segment noch einzellig. Die Blattstellung betrug $^3/_8$. Die t ist insofern bemerkenswert, als hier ebenso wie bei den folgenden ei Arten ein „komplanates“ Laubmoos vorliegt. Gleichwohl ist der u der Scheitelzelle nicht von dem bisher behandelten verschieden. schließt sich ungefähr dem bei Mnium (Typ 2) herrschenden an. enso wie dort äußert sich die Fünfkantigkeit der Scheitelzelle erst den tieferen Schnittlagen.

Neckera complanata.

Die Blattstellung schwankte bei vier Exemplaren zwischen $^3/_8$ l $^4/_{11}$. Bei zwei Sprossen, deren jüngstes Segment noch ungeteilt

war, war der Scheitelzellbau wie bei Neckera crispa, also Typ 2 (Fig. 6). Bei zwei Sprossen — jüngstes Segment einmal einzellig, einmal zweizellig — fand ich Typ 1. Die untersuchten Stämmchen waren bedeutend dünner, im Verhältnis, als bei Neckera crispa; es ist möglich, daß auch dort an ganz dünnen Sprossen Typ 1 vorkommt.

Fig. 6 *a—d*. Neckera complanata. Scheitel des Stämmchens in Serienschnitte zerlegt.

Homalia trichomanoides.

Homalia trichomanoides zeigte an vier Stämmchen $^3/_8$-Stellung. Das jüngste Segment war in drei Fällen bereits geteilt. Bei einem Exemplar (s. Fig. 11 *b*) war der Segmentwandverlauf nach Typ 1, bei den übrigen nach Typ 2.

Thuidium recognitum.

Zwei Sprosse hatten $^3/_8$-Stellung, ungeteilte jüngste Segmente und einen Scheitelzellbau entsprechend Typ 2. Fig. 7 gibt die hier herrschenden Verhältnisse wieder. Bei dieser Spezies habe ich den Versuch gemacht, aus den Serienschnitten unter Berücksichtigung der Schnittdicke und sonstigen Maße ein Modell der Scheitelzelle zu konstruieren und zwar so, daß jüngstes Segment und Scheitelzelle getrennt modelliert wurden. Fig. 8 zeigt links das Segment, rechts die Scheitelzelle. In Fig. 9 sind beide Teile zusammengesetzt, das Modell links oben führt die Rückansicht des gleichen Modells mittelst eines dahinte

aufgestellten Spiegels vor. Bei diesen Figuren ist klar die eigentümliche Krümmungsweise, sowohl der jüngsten Segmentwand, wie der älteren Scheitelzellwände zu erkennen. Natürlich kann das abgebildete

a b c d e f g

Fig. 7 *a—g*. Thuidium recognitum. Scheitel des Stämmchens in Serienschnitte zerlegt.

Modell einer Thuidium-Scheitelzelle ebensogut zur Veranschaulichung der entsprechenden Verhältnisse bei einem anderen Moos nach Typ 2 dienen.

Hypnum molluscum.

Die Divergenz ließ sich hier nicht feststellen, da die älteren Blätter sämtlich beim Schneiden zersplittert waren. Indes konnte ich an drei Stämmchen noch feststellen, daß auch hier Scheitelzellen des Typs 2 vorkommen.

Scleropodium purum.

Ein Seitenast hatte bei einer Blattstellung von etwa $^3/_8$ noch ungeteiltes jüngstes Segment und eine Scheitelzelle nach Typ 1, die jüngste Segmentwand war anodisch vorgreifend. — Ein Hauptast wies $^5/_{13}$-Stellung auf, einzelliges jüngstes Segment und Scheitelzelle nach Typ 2.

Fig. 8.

Fig. 9.

Fig. 8. Thuidium recognitum. Modell einer Scheitelzelle und des jüngsten Segments; links Segment, rechts Scheitelzelle. Oberer und unterer Pol wurden nicht berücksichtigt.

Fig. 9. Thuidium recognitum. Segment und Scheitelzelle desselben Modells zusammengesetzt; links oben Rückansicht im Spiegelbild.

Hylocomium splendens.

Untersucht wurden drei Stämmchen. — Die Blattstellung war bei einem als $^5/_{13}$-Stellung erkenntlich. Die jüngsten Segmente waren alle noch einzellig. Zwei ziemlich dicke Sprosse zeigten Scheitelzellen vom Typ 2, die Scheitelzelle eines dünneren Astes war nach Typ 1 gebaut.

Hylocomium triquetrum.

Die Blattstellung war an zwei Sprossen $^5/_{13}$. Im ganzen kamen neun Scheitel zur Untersuchung. Die jüngsten Segmente waren sämtlich noch einzellig. Die Segmentierung verlief nach Schema 2.

Fig. 10. Sphagnum sp. Querschnitt durch eine Scheitelzelle.

Sphagnum sp.

Die Scheitelzellen von vier untersuchten Stämmchen zeigten alle den Typ 1. Die jüngste Segmentwand war in allen Fällen deutlich

ig. 11. Kernteilungen in Scheitelzellen. *a* Catharinaea undulata; *b* Neckera complanata; *c*, *d*, *e* Mnium rostratum; *f* Aulacomnium palustre. Brutblattträger.

ı anodischer Richtung vorgreifend und zwar schien mir das Maß deselben auch nicht größer als bei anderen Arten (vgl. auch Correns, . a. O. pag. 9). Einen Schnitt durch eine Scheitelzelle gibt Fig. 10 ieder.

Kernteilung der Scheitelzelle.

Außer durch Untersuchung eines möglichst umfangreichen Materials, das Stichproben der verschiedensten Familien enthält, können wir die Frage nach der Art und Weise der Scheitelzellsegmentierung auch zu entscheiden suchen durch die Beobachtung der Vorgänge, die sich im Anschluß an die Kernteilung in der Scheitelzelle abspielen. Leider sind nun Teilungsstadien sehr selten zu finden und nur bei Durcharbeitung eines großen Materials ist Wahrscheinlichkeit auf solche zu stoßen. In dem ganzen von mir durchsuchten Material fanden sich acht Teilungsstadien der Scheitelzelle, alles bis auf einen Längsschnitt waren Querschnittspräparate. Wegen ihrer Seltenheit und der Bedeutung, die sie für die ganze Frage haben, gebe ich sie sämtlich an dieser Stelle wieder. Wiewohl sie nicht ein und demselben Moos angehören, dürfte die Beweiskraft doch dieselbe sein, um so mehr wir gesehen haben, wie gering in wesentlichen Punkten die Unterschiede bei den einzelnen Gattungen und Arten sind (Fig. 11).

Fig. 12. Kernteilung in der Scheitelzelle von Polytrichum juniperinum.

Von entscheidender Bedeutung sind eigentlich nur die Teleophasen Fig. 11 *d* und Fig. 12, da aus der Spindellage nicht in allen Fällen schon auf die Stellung der künftigen Zellwand geschlossen werden darf (vgl. hierüber Giesensagen, l. c. und auch Habermehl[1])). Es zeigt sich nun hier deutlich, daß die Zellplatte und im anderen Falle die Zellwand, deren jugendlicher Zustand noch an den Verbindungsfäden erkenntlich ist, schon bei ihrer Anlage in anodischer Richtung vor-

---

1) Habermehl, K., Die mechanischen Ursachen für die regelmäßige Anordnung der Teilungswände in Pflanzenzellen. Dissert. d. Kgl. techn. Hochschule, München 1909.

greifend ist. Infolgedessen dürfte es wohl keine allzu kühne Vermutung sein, anzunehmen, daß auch in den anderen jüngeren Stadien die Wandanlage so erfolgt, wie wir es nach der jeweiligen Spindellage zu erwarten haben. Dies würde in allen Fällen ein Vorgreifen in anodischer Richtung von Anfang an ergeben. Fig. 11 *e*, wo Spuren der Zellplatte bereits erkenntlich waren, zeigt vielleicht das Vorgreifen noch am wenigsten. Doch haben wir bereits gesehen, daß einerseits Ausnahmen vorkommen, andererseits das Vorgreifen in einer gewissen Schnitthöhe recht gut gleich Null sein kann, während bei anderer Einstellung es sehr deutlich erscheint. Bei Fig. 12 sei auf die leichte Asymmetrie der Spindel hingewiesen, die hier ein stärkeres Vorgreifen der Segmentwand zu bedingen scheint.

Über die Spindellage zur Horizontalen gibt Fig. 13, ein Längsschnitt von Catharinaea undulata, Aufschluß. Der eine Spindelpol ist etwas aufsteigend gelagert, also genau so, wie wir ihn nach der Form der Scheitelzelle zu erwarten haben, wenn wir die Lage der neuen Wand normalerweise senkrecht zur Spindelachse annehmen. Auch auf den Querschnittsbildern bestätigte sich dies, indem ein scharfes Einstellen beider Spindelpole nie möglich war, sondern stets ein wenn auch minimales Bewegen der Mikrometerschraube erforderlich war. Da jedoch dies auch eine Folge etwas schiefer Schnittführung hätte sein können, so war doch noch eine Kontrolle durch den Längsschnitt erwünscht.

Fig. 13. Catharinaea undulata. Längsschnitt durch den Sproßgipfel. Scheitelzelle in Teilung.

Während meiner ganzen Arbeit achtete ich auch auf die auffallenden Größenunterschiede, die zwischen den Scheitelzellkernen und

den übrigen somatischen Kernen zu bestehen pflegen. Erstere sind nämlich gewöhnlich bedeutend größer als letztere, so daß man die Scheitelzelle schon darnach meist leicht aus dem Zellnetz herausfinden könnte. Allerdings tritt beim jüngsten Segment dieser Unterschied oft noch zurück, da nach der ersten Teilung beide Kerne noch gleich groß erscheinen (vgl. z. B. Fig. 6 und Fig. 11*d*). Ist tatsächlich einmal der Kern des jüngsten Segments kleiner als der der Scheitelzelle, so kann man fast sicher sein, daß sich noch ein zweiter Kern im Segment befindet und man die Teilungswand nur übersehen hat.

Zusammenfassung und Schluß.

Fassen wir die bisherigen Resultate zusammen, so ergibt sich folgendes: Die bei der Mehrzahl der untersuchten Moose herrschende Stellung der jüngsten Teilungswand der Scheitelzelle ist die in anodischer Richtung vorgreifende. Ein Nichtvorgreifen der jüngsten Segmentwand fand ich nur bei Barbula paludosa, und auch hier nur in einem Teil der Fälle, und bei Fontinalis, wo dies übrigens längst bekannt ist, so daß ich hierauf nicht näher einzugehen brauchte. Ferner scheint bei den Jugendstadien von Polytrichum strictum wenigstens unter gewissen Bedingungen das Vorgreifen der Segmentwand anfänglich nahezu zu fehlen, um später in die für Polytrichum normale Teilungsart überzugehen. Gegenüber einer solchen Fülle von Tatsachen ist die Annahme naheliegend, daß es sich in dem Falle von Barbula und bei den von Seckt behandelten Arten um Anomalien handelt, während im Falle von Polytrichum strictum mit dieser Scheitelzellform auch die anzunehmende $^1/_3$-Stellung verknüpft ist. Das Vorkommen von Abnormitäten ergibt sich als ganz natürlich, wenn wir bedenken, daß das Maß des Vorgreifens überhaupt nicht bei einer Art konstant zu sein pflegt. Daß es nicht angängig ist, solche Schwankungen zu Gliedern ein und derselben Entwicklungsreihe anzuordnen, hat sich bei Mnium gezeigt, wo eine Untersuchung einer größeren Anzahl von Scheitelzellen durchaus keinen Zusammenhang zwischen Alter des jüngsten Segments und Grad des Vorgreifens ergab. Die übrigen Untersuchungen haben diesen Befund bestätigt.

Als Hauptargument gegen die Annahme Seckt's der ursprünglich „parallelen“ Anlage der Innenkante zur Außenkante des jüngsten Segments muß angeführt werden, daß bei einer großen Anzahl von Moosen die Innenkante die Außenkante sogar schneidet, was ein „Parallelsein“ von vornherein ausschließt, daß ferner diese Teilungsart

bei vielen Moosen neben dem bekannten nur etwas in anodischer Richtung vorgreifenden Wandverlauf vorkommt. Gerade der letztere Umstand zeigt, daß kein Grund vorliegt aus einem beobachteten Fall von Nichtvorgreifen eine Regel zu machen. Einen gesetzmäßigen Zusammenhang zwischen den verschiedenen Graden des Wandvorgreifens und der verwandtschaftlichen Stellung der Moose fand ich nicht. Ich möchte annehmen, daß da, wo beide Arten der Segmentierung vorkommen, der Typ, der ein Nichtschneiden von Innen- mit Außenkante zeigt, auf die zarteren Sprosse sich beschränkt.

Durch Beobachtung einiger Telophasen der Kernteilung der Scheitelzelle ergab sich, daß die jüngste Wand schon in anodischer Richtung vorgreifend angelegt wird.

Die Gestalt der die Scheitelzelle vom jüngsten Segment trennenden Wand ist keine ebene Fläche, sondern erscheint doppelt gekrümmt und windschief verdreht. Auf diesen Punkt hat bisher niemand sein Augenmerk gerichtet; selbst Hofmeister (a. a. O.), der wenigstens von einer doppelten Wandkrümmung spricht, schien ihm nicht die Bedeutung zuzumessen, die ihm meines Erachtens zukommt. Ist es doch gerade diese Beschaffenheit der Segmentkanten, durch die die Scheitelzelle ihre meist vorhandene eigentümlich gedrehte Gestalt erhält (s. Modell). Daß solche Wandkrümmungen bei Moosen auch anderweitig vorkommen, zeigt sich an den Querwänden im Dunkeln gewachsener Rhizoiden.

Es wäre nun noch zu erörtern, welche Folgerungen sich aus diesen Befunden für die Erklärung des Zustandekommens der tatsächlichen Blattstellung jener Laubmoose ergeben. Zunächst ist zu betonen, daß die Wahrscheinlichkeit jener mechanistischen Erklärungen, die die Scheiteltorsion auf asymmetrisches Wachstum der einzelnen Segmente und der daraus entstehenden Blättchen zurückführen, gesunken ist. Dagegen hat die alte Annahme, daß die Blattstellung der Laubmoose schon durch die Art der Scheitelzellsegmentierung bedingt ist, wieder viel gewonnen, wenn wir annehmen, daß nicht allein das Vorgreifen in anodischer Richtung in einer beliebigen Schnittlage, sondern die ganze eigentümlich gedrehte Form der Segmente eine Rolle dabei spielen. Für das Maß der Drehung dürften wohl ähnliche treibende Faktoren vorliegen, wie beim spirotrophen Wachstum einer Pandanussproßspitze u. a. Wenn es mir nicht glückte, hierfür experimentell Belege zu erbringen, so ist zu bemerken, daß meine Versuche nur den Charakter von Stichproben hatten und bei ausgedehnteren Versuchen, namentlich mit Arten, die wie Polytrichum strictum oder Dawsonia die $^1/_3$-Stellung noch in der Jugendform besitzen, günstiger ausgefallen wären.

Würde die Blattstellung der Laubmoose allein auf den angegebenen Erscheinungen beruhen, so wäre der Ausdruck „Scheiteltorsion“ irreführend, da ja nur das Bild einer Torsion, nicht aber die tatsächliche Torsion bestünde. Ob indes nicht doch ein den Ausschlag der Divergenz vergrößerndes ungleichmäßiges Segmentwachstum zu den Drehungserscheinungen hervorrufenden Eigentümlichkeiten der Moosscheitelzelle hinzukommt, muß dahingestellt bleiben, da ich bis jetzt keine Methode habe, die hierzu nötigen messenden Versuche anzustellen. Der Fall von Schistostega beweist, daß solche Verschiebungen tatsächlich vorkommen, doch dürfte es sich auch hier nur um einen sekundären Vorgang handeln, während ich ja durch die obigen Untersuchungen nachzuweisen versuchte, daß die Blattstellung durch die Teilungsvorgänge im Scheitel schon primär beeinflußt wird.

Herrn Geheimrat v. Goebel, auf dessen Anregung und in dessen Institut ich vorliegende Arbeit machte, sei an dieser Stelle für sein wohlwollendes Interesse und mannigfachen Rat bestens gedankt.

Beiträge zur Kenntnis der Nepenthaceen.

Von **Kurt Stern.**

(Mit 36 Abbildungen im Text.)

Die vorliegenden Untersuchungen gliedern sich folgendermaßen:

I. Morphologisch-anatomischer Teil.
   1. Same und Keimung.
   2. Entwicklungsgeschichte und Morphologie des Sprosses.
   3. Blütenbau.
   4. Anatomische Verhältnisse.
   5. Systematische Stellung.

II. Biologisch-physiologischer Teil.
   1. Biologisches über die Insektivorie.
   2. Versuche über Wasserausscheidung und Wasseraufnahme.
   3. Versuche über Stecklingbildung und künstliche Erzeugung von Primärblättern.
   4. Reizphysiologisches, besonders über den Geotropismus und Dorsiventralität der Kanne.

I. Morphologisch-anatomischer Teil.

1. Same und Keimung.

Im August 1913 wurden mehrere tausend Samen von Nepenthes mpullaria und melamphora ausgesät. Es keimten nur etwa 30 von epenthes ampullaria. Der Same von Nepenthes ist ein langgestrecktes indelförmiges Gebilde. Er wiegt nach den Angaben eccaris — zitiert nach Goebel — im Durchschnitt ur 0,000035 g. Die Testa ist einschichtig und ihre ellen zeigen auf der Außenwand Verdickungsleisten und ach allen Seiten gerichtete Vorsprünge und Zacken (Fig. 1). ie liegt dem inneren Gewebe nur in der Mitte des amens dicht an, nach den Enden zu tritt je ein luftfüllter Hohlraum zwischen Samenschale und -innern auf. in medianer Längsschnitt zeigt noch Spuren des stark rlängerten inneren Integuments, das ebenso wie der ucellus durch die Entwicklung des Embryosacks zerört worden ist. In einem wenigschichtigen Endosperm

Fig. 1. Stück der Testa in Oberflächenansicht.

liegt der längliche Embryo, der Stärke, Fett und Eiweiß gespeichert enthält (Fig. 2).

Die Keimung ist epigäisch. Die Samenschale reißt der Länge nach auf und durch Krümmung und nachherige Geradstreckung des Keimlings werden die Kotyledonen aus der Samenschale herausgezogen (Fig. 3). Die beiden länglichen grünen Kotyledonen sitzen einem zylindrischen Gebilde auf, das ein Mittelding zwischen Hypokotyl und Wurzel ist. Einmal führt es reichlich Chlorophyll und zeigt keinen ausgesprochenen Geotropismus, andererseits ist das in der Mitte verlaufende sehr schwache Gefäßbündel radiär gebaut und finden sich Andeutungen einer Wurzelhaube, indem das Dermatogen an der Spitze einige wenige perikline Teilungen von wechselnder Zahl aufweist (Fig. 4). Die untersten Zellen bräunen sich rasch und wachsen zum Teil zu Rhizoiden aus. Später bilden sich in akropetaler Folge Seitenwurzeln. Die langgestreckte Gestalt des Samens mit ihrer relativ zum Volumen sehr großen Oberfläche, die Bildung lufterfüllter Räume gewährleisten eine gute Verbreitung durch den Wind und ermöglichen es dem Samen auch, sich längere Zeit auf der Wasseroberfläche zu halten. Da Endosperm und Keimling sehr klein sind, so sind sie auf den raschen Erwerb organischen Baumaterials, auf Assimilation, angewiesen. Dementsprechend ist die Keimung epigäisch und auch das Hypokotyl wird der Assimilation dienstbar gemacht. Infolgedessen kann es nicht viel zur Befestigung der Keimpflanze beitragen, und diese wird nun äußerst wirksam durch die Zacken der Testa besorgt, an der der Keimling so lange hängt, bis durch Seitenwurzelbildung eine genügende Befestigung im Substrat erreicht ist. Zugleich dient aber die Samenschale auch der Wasserzufuhr; denn ihre kapillare Gestalt wird ja einerseits die Wasseraufnahme begünstigen andererseits der Wasserverdunstung hinderlich sein, und so wird die

Fig. 2. Fig. 3.

Fig. 2. Längsschnitt durch den Samen.
Fig. 3. 2 Stadien der Keimung.

Fig. 4. Längsschnitt durch den Radicularteil des Keimlings.

Testa einen Teil der sonst dem Hypokotyl und Wurzel zufallenden Arbeit der Wasserversorgung übernehmen.

Vom systematischen Standpunkt aus ist die große Ähnlichkeit mit den Keimungsverhältnissen der Droseraceen bemerkenswert, wie diese von Heinricher und Diels geschildert und abgebildet werden. Auch bei Drosera wird durch entsprechende Wachstumsverhältnisse der Keimling aus der länglichen Testa herausgezogen. Auch bei Drosera bleibt die Testa noch längere Zeit am Keimling haften, ebenso ist die Primärwurzel stark reduziert, so daß Heinricher sie nicht als Wurzel sondern als Protokorm bezeichnen möchte.

2. Entwicklungsgeschichte und Morphologie des Sprosses.

Bereits die ersten auf die Kotyledonen folgenden Blätter tragen Kannen. Sie stehen in Rosetten, mehr oder weniger horizontal. Im

Fig. 5. Entwicklungsgeschichte der Primärkanne. *A*, *B*, *C* Aufeinanderfolgende Stadien im Längsschnitt. *D* Querschnitt einer etwas älteren Kanne.

Fig. 6. *a* Tentakel mit Drüse, *b* Junges Entwicklungsstadium eines Tentakels.

Dunkeln verlängern sich die Internodien. Die Entwicklungsgeschichte der Blätter bietet folgendes Bild. Zunächst sieht man, wie der konische Blattkegel wenig unterhalb seiner Spitze eine kleine Vertiefung ausbildet, die Anlage der Kanne, und wie gleichzeitig der ursprünglich kreisförmige Querschnitt des Kegels eine immer mehr sichelförmige Gestalt annimmt (Fig. 5 a). Ein etwas älteres Stadium zeigt, wie die Kannenöffnung sich vertieft und nach unten zu ausbaucht, wie ein schon vorher über der Kannenvertiefung sichtbarer Wulst sich in zwei Wülste differenziert, die später den Deckel bilden, und wie die Ränder des Blattes zunächst nur unterhalb der Kanne zu spreitenartigen Flügeln auswachsen (Fig. 5 b, c). Die eigentliche Blattspitze biegt sich

nach hinten zurück und bildet sich zu einem eine Drüse tragenden Tentakel aus, auch verzweigt sie sich gelegentlich in mehrere Tentakel. Die zwei Auswüchse auf der Vorderseite des Blattes über der Kannenhöhlung verschmelzen aber und wachsen weiter nach vorn, bis sie allmählich die Kannenmündung verschließen. Dieser Deckel trägt nun gleichfalls sowohl auf seiner Oberseite wie an seinen Rändern zahlreiche Tentakel. Ein Querschnitt zeigt, daß diese Tentakel nicht epidermale Bildungen sind, sondern daß sich auch tiefer liegendes Gewebe an ihrer Bildung beteiligt (Fig. 6). An ihrer Spitze tragen sie eine kleine Drüse. Gleichgebaute Drüsen findet man auch auf der Blattfläche sitzen. Auf ihre Funktion komme ich später zu sprechen. Dadurch, daß die Kanne aus einer ursprünglich flachen Höhlung, deren Öffnung nach der Vorderseite, deren Grund nach der Hinterseite des Blattes liegt, in eine tiefe Höhlung übergeht, deren Öffnung nach oben, deren Grund nach unten zu sieht, kommt es, daß allmählich auch die Blattflügel auf die Kanne selbst heraufrücken. Nur ein schmaler Ring unterhalb der Öffnung bleibt im Querschnitt zylindrisch. In diesem Stadium zeigt ein Querschnitt in der Kannenregion ein sichelförmiges Bild (Fig. 5 d), dann breiten sich allmählich die Flügel in der Richtung der Kannenvorderfläche aus. Die Flügel, die, wie der Deckel, Tentakel tragen, sind anfangs auf der Oberfläche des Blattes nicht verschmolzen. Später aber treten auf der Kannenoberseite eine Reihe von Tentakeln auf und es bildet sich ein Wulst, der die oberen Ränder der Flügel verbindet (Fig. 7). Eine solche Verbindung ist bereits mehrfach beschrieben worden, so von Hooker und Macfarlane; letzterer legt auf sie besonders deshalb Wert, weil er eine solche Verbindung als schildförmige Bildung ansieht. Und da er nun gefunden hat, und ich kann diese Beobachtung bestätigen, daß an den Blättern der fertigen Pflanze die Spreitenteile oben oft so verwachsen sind, daß die Ranke an sie ansetzt wie der Stiel eines schildförmigen Blattes an dessen Spreite, so sieht er also am Nepenthaceen-Blatte ein mehrfaches Auftreten von schildförmigen Bildungen, nicht nur ein einfaches, wie Goebel, in der Kanne, und führt dies als Stütze für seine Ansicht an, daß das Nepenthaceen-Blatt ein mehrfach zusammengesetztes ist. Ohne hier auf diese Deutung einzugehen, muß hervorgehoben werden,

Fig. 7. Junge Kanne von Nep. ampullaria, die Verwachsung der Flügel auf der Kannenvorderfläche zeigt. Tentakeln an dieser Kanne nur auf dem Deckel.

daß diese Verwachsung der oberen Kannenränder keine allgemeine Erscheinung ist. Der Vorwurf Macfarlane's, Goebel habe sie übersehen, ist unbegründet; denn die von Goebel untersuchten Keimpflanzen von Nepenthes destillatoria (?), die sich noch jetzt unter den Alkoholpräparaten des Münchener botanischen Instituts befinden, zeigen keine Spur von ihr. Hat das Blatt annähernd seine endgültige Gestalt angenommen, so öffnet sich der Deckel. Bei den ersten Kannen sitzt er fast am ganzen Kannenumfang an, so daß die Öffnung nur schmal ist. Allmählich verringert sich die Breite seines Ansatzes immer mehr, bis er schließlich nur noch an einem ganz schmalen Stück mit der Kanne in Verbindung bleibt.

Fig. 8. Keimling von Nep. ampullaria.

An den ersten Kannen bleibt der blattartige Teil gegenüber dem kannenförmigen sehr klein, aber die Flügel der Kanne gehen, wie dies nach der Entwicklung nicht anders sein kann, vollkommen kontinuierlich in ihn über. Bei den folgenden Blättern vergrößert er sich immer mehr gegenüber der Kanne. Aber auch jetzt noch gehen Kanne und Spreite vollkommen kontinuierlich ineinander über, ja an der Übergangsstelle ist sogar das Blatt am breitesten. Man bemerkt indessen schon, wie sich die Flügel auf der Kanne allmählich herausdifferenzieren, indem ihr oberer Teil auf der Kanne sich verschmälert und rechts und links an seinen Rändern eine Reihe von Tentakeln ausbildet. So sieht

man also auf diesem Stadium deutlich, daß die Flügel der Kanne den umgebildeten Teil der oberen Blattränder darstellen, da sie ja noch auf der Kanne in den Blattrand übergehen (Fig. 9). Bei den folgenden Blättern schreitet nun die Differenzierung so fort, daß einerseits der ganze auf der Kanne befindliche Blattrand in typische Flügel umgebildet wird, und daß andererseits an der Grenze von Kanne und Spreite ein deutlicher Einschnitt entsteht, die Stelle der späteren Ranke andeutend (Fig. 9). Somit hat das Blatt jetzt vollkommen alles Typische eines fertigen Nepenthaceen-Blattes angelegt. An diesen Blättern sieht man nun auch deutlich, wie die Kanne sich an ihrer Basis aufkrümmt,

Fig. 9. Keimpflanzen von Nep. ampullaria.

was an den ersten Blättern gar nicht, an den folgenden nur undeutlich zu erkennen war.

Ich gehe nun zur Schilderung der Blattentwicklung am Vegetationspunkt einer ausgewachsenen Pflanze über. Als Material hierzu diente mir hauptsächlich Nepenthes compacta. Auch einige andere Bastarde, wie Nepenthes mixta, habe ich untersucht, ohne irgendwie belangreiche Unterschiede aufzufinden. Führt man einen Querschnitt durch einen Vegetationspunkt, so sieht man deutlich, wie die ersten Blätter dekussiert angelegt werden, die folgenden am Scheitel bereits mehr oder weniger dekussiert stehen, so daß schließlich meist zwei Fünftel-

Stellung resultiert. Bei Keimlingen habe ich die Stellung leider nicht zeitig genug untersucht, um Angaben über die Blattstellung machen zu können. Auch am Vegetationspunkt ausgewachsener Pflanzen sieht man zuerst eine konische Blattanlage, die unterhalb ihrer Spitze eine Vertiefung bildet und deutlich ausgebildete Blattränder hervortreten läßt, die auch hier über die Oberseite der allmählich tiefer werdenden Kanne und über ein kurzes Stück, das später zur Ranke auswächst, hinweglaufen und sich so kontinuierlich in die Spreitenteile des Blattes fortsetzen (Fig. 10). Der hauptsächlichste Unterschied gegenüber den Primärblättern ist der, daß bei den Folgeblättern der Spreiteteil viel größer, relativ zum Kannenteil ist. So ist zu Beginn der Entfaltung einer Gipfelknospe — die Knospenlage ist in der Regel involut — der blattartige Teil meist schon über 1 dcm lang, während Ranke und Kanne erst einige Millimeter messen. Natürlich ist der Übergang von den Primärblättern zu den Folgeblättern ganz allmählich, indem bei jedem Primärblatt der Spreitenteil um so größer angelegt wird, je mehr Blätter der Keimling bereits gebildet hat. Während der Entfaltung des Blattes setzt nun ein stärkeres Wachstum des zwischen Blatt und Kanne gelegenen Teils, der Ranke, ein. Aus der Geraden, die ursprünglich Mittelrippe der Spreite, Ranke und Kanne bilden, wird allmählich ein abwärts gerichteter Bogen. Durch immer fortschreitendes Längenwachstum der Ranke geht schließlich Lage II in Lage III (Fig. 11) über. Die Kanne, die noch immer ziemlich geradlinig in der Verlängerung der Ranke liegt, ist mit dem Deckel nach unten gerichtet. Nunmehr setzt in der Zone, in der Kanne und Ranke ineinander übergehen, ein stärkeres Wachstum der Unterseite ein, wodurch die Kanne allmählich über die Horizontallage in die Vertikale geführt wird, so daß schließlich als Resultat eine nach unten hängende Ranke mit einer ihr parallel gerichteten, den Deckel nach oben tragenden Kanne ist, zwischen denen ein kleines, etwa halbkreisförmiges, mehr oder weniger kannenförmig, d. h. hohl ausgebildetes Stück sich befindet. Die Kanne war bis zur Erreichung der Horizontallage ein ganz flaches Gebilde. In der Horizontallage beginnt sie sich

Fig. 10. Kannenentwicklung am Folgeblatt. *a*, *b* junges Stadium von vorn und im Längsschnitt, *c* älteres Stadium von vorn, *d* älteres Stadium im Längsschnitt.

allmählich auszubauchen und stark zu strecken. Doch ist die Ausbauchung auch noch nicht ganz vollendet, wenn die Kanne vertikal steht. Erst in der Vertikallage hebt der Deckel sich ab, der, solange die Kanne flach, nach innen eingefaltet war und nun auch allmählich einigermaßen eben — etwas nach außen konvex — geworden ist. Dies Öffnen wird durch verschiedene Momente bedingt, einmal dadurch, daß die Kannenöffnung schneller wächst wie der Deckel, so daß eine Spannung zwischen beiden entsteht, die den zwischen ihnen bestehenden sehr festen Haarverband zerreißt. Ferner vergrößern die Zellen an der Innenseite der Stelle, wo Deckel und Kanne zusammenstoßen, ihr Volumen und heben ihn ab, und zwar richtet er sich bis zu einem von Art zu Art verschiedenen Winkel auf, der geotropisch bedingt sein dürfte. Vielleicht wirkt bei der Öffnung auch etwas die gleichzeitig erfolgende Aufkrümmung des äußeren Kragenrandes mit, der sich, wenn die Kanne offen ist, nach außen umklappt. Doch muß ich zum Verständnis dieses Satzes erst die Randentwicklung schildern, und zwar schildere ich zur Vermeidung von Wiederholungen auch erst hier die Randbildung der Primärkannen. Wie erwähnt. ist der Rand bei den ersten Kannen sehr klein, da der Deckelansatz sehr breit ist, und vergrößert sich erst allmählich, indem die Ansatzstelle des Deckels sich immer mehr verschmälert. An der Mündung der Kanne biegt sich durch stärkeres Wachstum der Außenfläche der Kannenwandung der Kannenrand um, so daß ein Längsschnitt entsteht, wie es Fig. 12, IV zeigt. Der nach innen geschlagene Teil der Wandung rippt sich und unter den Rippen bilden sich Drüsen aus, die ich später beschreibe. Scheinbar recht abweichend verläuft die Randbildung bei den Folgeblättern. Das erste Stadium stimmt freilich bei Primär- und Folgeblättern überein (Fig. 12, I). Aber nun bildet sich am nach

Fig. 11. Aufeinanderfolgende Stadien der Rankenentwicklung.

innen geschlagenen Teil eine ringförmige Wucherung. Allmählich vergrößert sie sich, rippt sich ebenso wie das über ihr liegende ringförmige Stück Kannenwand, aus dem sie hervorgegangen ist und legt unter jeder Rippe eine Drüse an. Bei der Öffnung richtet sich die anfangs nach unten geschlagene Kannenwand auf und stellt sich zunächst vertikal, so daß sie etwa in einer Ebene mit dem vertikal nach unten gerichteten Wulst liegt. Diese Aufkrümmung beschleunigt, wie gesagt, möglicherweise das Abheben des Deckels von der Kanne. Ist der Haarverband zwischen Deckel und Kanne gelöst, so wächst die Oberseite des Kannenrandes stärker und der Rand klappt sich allmählich nach außen um, so daß das Bild des fertigen Kragens entsteht. Das merkwürdige an dieser Bildung ist die Differenz von Primär- und Folgekannen. Kennt man die Entwicklung und den fertigen Bau des Randes der Primärkanne, sowie den der Folgekanne, so würde man für die Entwicklung des Folgekannenrandes zunächst annehmen, daß die Verdoppelung des Randes in einen nach außen und einen nach innen geschlagenen Teil gegenüber dem einfach nach innen geschlagenen Rand der Primärkanne darauf beruht, daß sich an der Außenseite des Randes ein Wulst gebildet und nach außen geklappt hat. Die Entwicklungsgeschichte zeigt indessen klar, daß der Prozeß im Laufe der Phylogenie nicht so verlaufen sein kann. Man kann sich aber eine ganz zwanglose Vorstellung von der phylogenetischen Entwicklung des Kragens machen, die den Verhältnissen der ontogenetischen Entwicklung vollkommen gerecht wird, wenn man annimmt, daß die Drüsen bei den Folgekannen zunächst einmal nicht mehr genau terminal, sondern etwas lateral nach dem Kanneninnern zu angelegt wurden, dann allmählich auf einer Wucherung emporgehoben wurden, und daß sich schließlich der obere terminale Randteil nach außen umgeschlagen hat. Demnach ist nicht der innere Teil des Folgekannenrandes, sondern der ganze Kragen dem nach innen umgeschlagenen Rand der Primärkanne zu homologisieren.

Fig. 12. *I—III* Randentwicklung der Folgekanne, *IV* Längsschnitt durch Primärkanne, zeigt den nach innen geschlagenen einfachen Rand. Nep. amp. Entwicklung des Kannenrandes bei Nep. compacta. $D =$ Deckel, $K =$ Kanne.

Ich will die wesentlichsten Unterschiede des Folgeblatts vom Primärblatt noch einmal zusammenfassend anführen: 1. Der Spreitenteil wird außerordentlich vergrößert; 2. ein stielförmiger Teil, die Ranke, zwischen Kanne und Spreite eingeschoben, so daß Kannenflügel und Spreite völlig getrennt sind; 3. ein zweiteiliger Kragen gebildet; 4. die Kanne ist während des größten Teils der Entwicklungszeit abgeflacht.

Was die Wachstumsverteilung betrifft, so kann man, nachdem alle Teile angelegt sind, drei Perioden der Ausgestaltung unterscheiden. In der ersten wird die Spreite mehr oder weniger vollkommen entwickelt, während Ranke und Kanne klein bleiben. Dann tritt eine Periode starken Rankenwachstums ein, und erst, wenn die Ranke nahezu ihr Längenwachstum beendet hat, tritt die große Wachstumsperiode der Kanne ein.

Ich gehe nun zur Diskussion der morphologischen Bedeutung der Blattbildung von Nepenthes über, und zwar erörtere ich nur die wichtigsten seit Bekanntwerden der Entwicklungsgeschichte dargelegten Ansichten und verweise für ältere Anschauungen auf Wunschmann's Dissertation. Hooker, der zuerst die Entwicklungsgeschichte untersucht hat, hat die Ansicht ausgesprochen, die Kanne sei eine umgewandelte terminale Drüse. Er begründet sie mit dem Hinweis auf andere Pflanzen, deren Blattspitze eine Drüse trägt, z. B. Arten der Gattung Limnocharis und Caladium, ferner damit, daß er beobachtet hat, daß das Gewebe, das die erste Anlage der Kanne darstellt, durchscheinender und lockerer als seine Umgebung ist, daß es von keiner Cuticula überzogen wird und daß seine Oberfläche schleimig ist. Von einer schleimigen Oberfläche konnte ich jedoch bei den von mir untersuchten Exemplaren nichts konstatieren. Die anderen Angaben hat bereits Kaufholz nicht bestätigen können, mit dessen Befunden meine übereinstimmen. So sind also irgendwelche anatomische Anhaltspunkte für Hooker's Auffassung nicht vorhanden. Auch läßt sich weder die Tatsache, daß an den Primärblättern fast das ganze Blatt von der Kanne gebildet wird, noch die hohe anatomische Differenzierung der Primär- und Folgekannen mit ihren umgebildeten Spaltöffnungen recht mit Hooker's Auffassung der Entstehung der Kanne aus einer Drüse in Einklang bringen, so daß die Ablehnung, die sie allgemein erfahren hat, durchaus berechtigt erscheint.

Bower hat darauf aufmerksam gemacht, daß die Prinzipien der morphologischen Behandlung von Sproß und Stamm verschieden seien. Beim Sproß lege man den Hauptwert auf die Verzweigungsverhältnisse, beim Blatt auf die Resultate des interkalaren Wachstums. Er schlägt

auch die vier Gefäßbündel der vier oberen Staubbeutel ansetzen, und zwar verschmelzen zweimal zwei und zweimal drei Gefäßbündel in eins. An diese vier Gefäßbündel setzen sich nun im Blütenstiel auch die der Petala an und schließlich verschmelzen die vier Stränge allmählich zu einem. Ähnlich wie bei Nepenthes mixta liegen die Verhältnisse zweifellos auch bei anderen Formen, so gibt Eichler an, daß von den acht Staubbeuteln von Nepenthes destillatoria vier zwischen die Petala, vier vor die Petala fallen. Der anatomische Bau der extrorsen Antheren ist normal. Systematisch wichtig, weil übereinstimmend mit den Verhältnissen bei Drosera, ist, daß der Pollen zu Tetraden vereinigt bleibt. Die Pollenkörner sind also nicht „trilobed" wie Macfarlane angibt, der offenbar die Tetraden für einzelne Pollenkörner gehalten hat. Die Exine ist warzig, die Krone normal.

Die weiblichen Blüten enthalten einen fast stets aus vier Karpellen bestehenden, oberständigen Fruchtknoten; die Fruchtblätter stehen den Petala gegenüber. An ihrer Verwachsungsstelle bildet sich ein placentarer Wulst, der allmählich nach der Mitte des Fruchtknotens zu wächst, wo schließlich die vier Wülste aneinander stoßen (Fig. 20). Sie tragen nun rechts und links, und zwar vornehmlich nach der Fruchtknotenmitte zu, kleine Wülste, an denen die Samenanlagen in großer Zahl — mehrere hundert in einem Fruchtknoten — entstehen. Sie liegen an kurzem Funiculus dachziegelartig übereinander, sind anatrop dichlamydeisch, aufsteigend und haben dorsale Raphe. Die Narbe, die dem Fruchtknoten mehr oder weniger unmittelbar aufsitzt, ist vierlappig. Jeder Lappen ist wiederum oft zweilappig. Die Frucht ist eine loculizide Kapsel. Bei der Reife trennen sich die vier Scheidewände im Zentrum. Lecomte hat angenommen, daß die Kapsel septizid ist, er betrachtet also den plazentären Auswuchs nicht als Verwachsungsprodukt der Fruchtblattränder, sondern als Auswuchs auf der Mitte des Fruchtblattes, und zwar deshalb, weil das an dem Auswuchs liegende Gefäßbündel des Fruchtblattes das größte ist. Diese Annahme ist aber, wenn sie auch, solange die Entwicklungsgeschichte des Fruchtknotens nicht untersucht ist, nicht direkt zu entscheiden ist, als durchaus unwahrscheinlich zurückzuweisen. Denn 1. müßte man dann annehmen, daß die Samenanlagen auf dem Fruchtblatt entstehen, was sehr selten z. B. bei Nymphaeaceen und Butomus vorkommt, 2. müßten dann die Narbenlappen kommissural sein, ein ebenfalls nicht

Fig. 20. Fruchtknotenquerschnitt.

normales Verhalten, 3. würde der Kapselbau dann verschieden sein von den den Nepenthaceen zweifelsohne systematisch sehr nahestehenden Sarraceniaceen und Droseraceen, die lokulizide Kapseln haben. Daß dagegen der Kommissuralnerv der Fruchtblätter am stärksten ausgebildet ist, ist keineswegs sonderbar, da er ja an der Placenta liegt, also an der Stelle, die die Zufuhr der meisten Nahrungsstoffe erfordert.

Ich habe nun auch versucht, die Entwicklungsgeschichte der Samenanlagen genauer zu verfolgen. Als Material dazu dienten mir von Herrn Dr. Doposcheg-Uhlar auf Java gesammelte Blütenstände von Nepenthes ampullaria und melamphora. Leider hat die Untersuchung, die systematisch Interessantes versprach, nicht viel ergeben, einerseits, weil die jüngsten Fruchtknoten nur verkümmerte Samenanlagen enthielten, andererseits, weil die älteren Fruchtknoten, obwohl vollkommen entwickelt, nur in den allerwenigsten Fällen Embryonen enthielten. Wir haben also hier den Fall vor uns, daß die Entwicklung der Frucht- und Samenschale von der des Embryo völlig unabhängig verläuft. Da dies bei einer größeren Anzahl Blütenstände so war und von den ebenfalls von Herrn Dr. Doposcheg-Uhlar mitgebrachten Samen derselben Spezies von vielen tausenden nur wenige nicht taub waren, so könnte dies Verhalten möglicherweise für die Nepenthaceen das normale sein. Obwohl die Erscheinung ziemlich häufig ist, scheint es doch interessant, daß sie Korschinsky — nach Diels — bei der systematisch nahestehenden Aldrovanda ebenfalls beobachtet hat.

Fig. 21. Junge Samenanlage von Nep. ampullaria.

In den jüngsten Fruchtknoten, die bei der Untersuchung normale Samenanlagen zeigten, hatten diese das Aussehen von Fig. 21. Man sieht, daß die Samenanlage zwei Integumente besitzt, von denen das innere zuerst angelegt wird. Über die Teilung der Sporenmutterzelle kann ich nichts Bestimmtes aussagen, da ich kein junges Vergleichsmaterial hatte. Es scheint so, als ob sie eine Zelle nach oben abgibt, die sich dann nochmals teilt. In diesem Stadium sieht man auch schon angedeutet, daß die Verlängerung des Samens nach der Chalazzaseite

daher vor, auch die Blätter nach dem Verzweigungsprinzipe zu behandeln und nicht nach Spreite, Stiel und Blattgrund zu fragen und zu homologisieren, sondern das Blatt exklusive seinen Verzweigungen als Phyllopodium, die vom Phyllopodium getragenen Verzweigungen erster Art als Pinnae zu bezeichnen. Von diesem Standpunkte aus untersucht er nun auch das Nepenthaceen-Blatt. Er kommt zu dem Schlusse, daß es besteht 1. of a phyllopodium winged throughout its length terminating in the spur and developing the pitcher itself as an involution of its upper surface; 2. a pair of pinnae, which show congenital coalescence across the frontal face of the phyllopodium and constitute the lid of the pitcher. Seine Auffassung des Deckels als Verwachsungsprodukt zweier Pinnae stützt Bower hauptsächlich auf die von ihm nachdrücklich hervorgehobene Zweilappigkeit der Deckelanlage. Ich habe die Angaben Bower's und Macfarlane's, der sich ihm anschließt, bei einer großen Anzahl von Bastarden und Arten nachgeprüft. In der Tat zeigen die meisten Formen die Zweilappigkeit sowohl an Keim- wie an Folgeblättern, doch hat Goebel bereits in den „Pflanzenbiologischen Schilderungen" darauf hingewiesen, daß zu einer Auffassung wie der Bower's und Macfarlane's die Kenntnis verwandter Formen mit Fiederblättchen erforderlich wäre. Nimmt man nun noch dazu, daß nirgends auf der Blattfläche entstehende Fiederblättchen bekannt sind, und daß man die Zweiteiligkeit des Deckels sehr wohl ernährungsphysiologisch sich erklären kann, nämlich als bedingt durch die Zweiteiligkeit des ihm Nahrung zuführenden Blattes, womit der Einwand Macfarlane's hinfällig wird, die Goebel'sche Auffassung lasse die Zweiteiligkeit unerklärt, so wird man Goebel's Ablehnung der Bower'schen Anschauung zweifelsohne zustimmen müssen. Ich möchte schließlich noch auf einen Punkt aufmerksam machen, der meiner Meinung nach gegen die Bower-Macfarlane'sche Deutung spricht. Von fast allen Autoren wird die große Ähnlichkeit zwischen dem Blatt von Sarracenia und dem Primärblatt von Nepenthes hervorgehoben. Der wesentliche Unterschied bestehe nur darin, daß bei Nepenthes der Deckel ein Auswuchs der Blattoberseite, bei Sarracenia die Blattspitze sei[1]). Das ist natürlich von rein formalem morphologischem Standpunkte aus ganz richtig, aber man wird doch wohl versuchen müssen, die Nepenthaceen-Form von der einfacheren Sarracenia-Form abzuleiten. Man kann nun die Deckelbildung bei Nepenthes auch

1) Macfarlane faßt allerdings auch den Sarracenia-Deckel als Verwachsungsprodukt zweier Pinnae auf.

so auffassen, daß sich gewissermaßen das Meristem der Blattspitze parallel zur Fläche spaltet in einen hinteren Teil, der die Blattspitze, und einen vorderen, der den Deckel bildet.

Ich will nun noch mit einigen Worten auf den Einteilungsversuch von Bower eingehen. Er scheint auf den ersten Blick bestechend, denn man muß zweifellos zugeben, daß die herrschenden Einteilungsprinzipien für Blatt und Sproßachse verschieden sind. Aber ist es denn wirklich so, daß hier ein einheitliches Einteilungsprinzip vorzuziehen wäre? Die Einteilung der Phanerogamen nach der Staubblattzahl durch Linné war gewiß nach einem einheitlichen Prinzip durchgeführt, aber trotzdem oder vielmehr gerade deshalb war sie unnatürlich und schlechter als die unserer heutigen natürlichen Systeme, die innerhalb einzelner Gruppen nach ganz verschiedenen Gesichtspunkten klassifizieren. Übrigens hat schon Linné den Sachverhalt klar erkannt und prägnant in die Worte zusammengefaßt: „Nicht der Charakter — d. h. das Einteilungsprinzip — bestimmt die Gattung, sondern die Gattung den Charakter.“ Von vornherein kann also der Gesichtspunkt der mangelnden Einheitlichkeit unserer Einteilungsprinzipien von Blatt und Sproßachse nicht geltend gemacht werden. Es kommt eben darauf an, ob tatsächlich eine Klassifikation der Blätter nach denselben Prinzipien wie die der Sprosse eine natürliche wäre, d. h. ob die bei diesen beiden Grundformen vorkommenden Abwandlungen in der Tat derart sind, daß die Verzweigungsverhältnisse das Charakteristische der verschiedenen Unterformen von beiden ausmachen. Der Umstand, daß man tatsächlich bis jetzt den durch interkalares Wachstum bedingten Differenzen bei den Blättern eine große Bedeutung für die Klassifikation der Blattformen beigemessen hat, nicht aber für die der Sprosse, spricht sehr dafür, daß eben diese Differenzen das Charakteristische der verschiedenen Blattformen bedingen.

Ich gehe nun zur Diskussion der Anschauungen Macfarlane's über. Macfarlane faßt das Nepenthaceen-Blatt als mehrfach gefiedert auf. Nebenstehendes Schema (Fig. 13) erläutert dies näher. Ein Fiederblattpaar bilden die Spreitenteile der Lamina, ein zweites die Alae der Kanne, ein drittes der Deckel, schließlich repräsentieren noch eine unbestimmte Anzahl Fiederblättchen die kleinen Auswüchse an der Blattspitze und auch an der Blattbasis kann man oft noch Andeutungen eines Fiederpaares wahrnehmen. Bei den Primärblättern ist die Anzahl der Fiederpaare natürlich kleiner, weil hier Alae und Lamina noch nicht gesondert sind. Die Ansicht Macfarlane's ist durchaus nicht, wie man zunächst glauben möchte, ohne Kenntnis der Entwicklungs-

geschichte des Blattes entstanden. Im Gegenteil, Macfarlane hat diese sehr genau studiert. Wieso er doch zu seiner Auffassung gelangt, das geht aus seiner Definition von „Fiederblättchen“ („leaflets“) hervor. Er bezeichnet nämlich als Fiederblättchen alle Teile der ursprünglich zusammenhängenden Lamina, die in irgendeiner Entwicklungsperiode bis zum Reifestadium vollständig an der Mittelrippe voneinander getrennt werden. Er betrachtet es als Fehler, daß Bower und Goebel bei ihren Deutungen soviel Gewicht auf die frühesten Stadien legen. Demgegenüber kann man zunächst zum mindesten folgendes erwidern: Wenn es nach Macfarlane nur darauf ankommt, daß zu irgendeiner Periode Teile der Spreite getrennte Insertion an der Mittelrippe zeigen, so kann man umgekehrt mit genau demselben Rechte sagen, es kommt nur darauf an, daß Teile der Spreite in irgendeiner Periode zusammenhängend sind, um sie nicht als Fiederblättchen auffassen zu können. Dann hätten wir also zum mindesten zwei vollkommen gleichberechtigte Auffassungen, da beide nur definieren, aber keine näheren Gründe angeben, warum sie so oder so definieren. Die Sache liegt aber in der botanischen Morphologie anders, sie berührt den Kernpunkt der ganzen entwicklungsgeschicht-

Fig. 13. Diagrammatic view of leaf of Nep. Rajah. *a* petiolar sheath. *b* basal laminar lobes. *ba* prolonged tendriliform midrib. *c* upper laminar lobes attached to, and fused together at the top of the pitchered continuation *of ba*. *d* fused pair of leaflets forming the pitcher-lid. *e* median process, growing out from the filiform midrib extremity. *f* pair of similar processes representing reduced leaflets. *g* apex of leaf midrib. (Nach Macfarlane, Vol. III, Fig. 7.)

Fig. 13.

lichen Morphologie. Warum schreiben wir den früheren Entwicklungsstadien eine größere Bedeutung für die Beurteilung der morphologischen Dignität eines Organs zu als den späteren? Die entwicklungsgeschichtliche Morphologie ist ein Kind der Deszendenztheorie. Vor deren Anerkennung war es in der Tat lediglich eine Zweckmäßigkeitsfrage, ob man die frühere oder spätere Ausgestaltung eines Organs als maßgebend für seine morphologische Bedeutung ansehen sollte. Die Deszendenztheorie hat aber der Morphologie eine ganz neue Aufgabe gestellt. Nicht darauf kommt es an, die Formen scholastisch nach ihrem Ähnlichkeitsgrade mit einem bestimmten Typus zu ordnen, sondern so, daß wir jede Form zurückführen auf die, aus der sie sich im

Laufe der phylogenetischen Entwicklung gebildet hat. Und nun hat sich eben gezeigt, daß, wenn ein Organ im Laufe seiner ontogenetischen Entwicklung eine Reihe von Veränderungen durchmacht, im allgemeinen stets die früher auftretenden Gestaltungen denjenigen näherkommen, aus denen es sich im Laufe der phylogenetischen Entwicklung gebildet hat. Das folgt schon daraus, daß ontogenetische und phylogenetische Entwicklung vom einfacheren zum differenzierteren fortschreiten. Deshalb geben uns die früheren Stadien den besten Anhaltspunkt für die Beurteilung der morphologischen Dignität eines Organs und deshalb ist die Voraussetzung, mit der Macfarlane an die Deutung des Nepenthaceen-Blattes herantritt, irrig und deshalb sind seine Folgerungen irrig; denn die ersten Entwicklungsstadien des Nepenthaceen-Blattes geben keinerlei Veranlassung dazu, das Blatt als mehrfach gefiedert zu bezeichnen.

Goebel deutet das Blatt so: Die Kanne stellt das Oberblatt dar, sie entspricht der Spreite anderer Blätter, der Deckel ist ein Auswuchs der Blattoberseite, die Alae nachträglich entstandene Wucherungen. Der Laminarteil stellt einen stark ausgebildeten Blattgrund dar, so daß die Ranke dem Blattstiel entsprechen würde. Der Satz Goebel's: „In allen Fällen sind die Flügel nachträglich entstandene Wucherungen“ ist offenbar irrig und steht, wie bereits Macfarlane erwähnt hat, im Widerspruch zu seinen Abbildungen. Die Flügel sind nichts weiter wie die Blattränder, sie sind schon angelegt, wenn die Kannenvertiefung entsteht und mit der Vertiefung der Kanne rücken sie auf ihre Oberfläche. In Übereinstimmung mit den Befunden aller übrigen Untersucher hat Goebel keinen abgegrenzten Blattgrund an den Primärblättern gefunden. Er bezeichnet als Blattgrund einfach den unterhalb der Kanne gelegenen Teil und weist darauf hin, daß eben die ganze Entwicklungsgeschichte der Primärblätter und die allmähliche Trennung des Blattes in Kanne und einen unter ihr liegenden Spreitenteil seine Auffassung nahelegt, indem er jedoch ausdrücklich betont, daß eine scharfe Grenze zwischen Blattgrund, Blattstiel und Spreite in vielen Fällen unmöglich gezogen werden könne. Bezeichnet man den Spreitenteil des Nepenthaceen-Blattes als umgewandelten Blattgrund, so ist darin nicht allein die Aussage enthalten, daß er durch stärkeres Wachstum der unteren Blattpartie sich allmählich entwickelt habe, wie es die Beobachtung zeigt, sondern es ist zugleich eine phylogenetische Behauptung aufgestellt, nämlich die, daß sich der Spreitenteil aus dem Blattgrund eines Blattes phylogenetisch entwickelt habe, dessen Spreitenteil in eine Kanne umgewandelt war. Diesen Schluß kann

man zweifellos aus der geschilderten Entwicklungsgeschichte ziehen. Da aber ein deutlich abgesetzter Blattgrund nicht vorhanden ist, kann man auch schließen, daß die Kanne aus dem oberen, die Spreite aus dem unteren und die Ranke aus dem in der Mitte liegenden Teil der Spreite eines sitzenden Blattes sich entwickelt habe, wie dies Wunschmann angenommen hat. Nach Goebel's Ansicht sollte man zum Schema I (Fig. 14) für die Entwicklungsgeschichte kommen und nach gewissen Blattformen bei Folgeblättern könnte man es für das Schema der stattfindenden Entwicklung halten (vgl. Abbildung in „Pflanzenbiol. Schilderungen"). Tatsächlich vollzieht sich aber die Entwicklung des Primärblattes nach Schema II. Spreite und Kanne liegen gleichsam zuerst aufeinander und werden in diametral entgegengesetzten Richtungen auseinandergezogen. Die Spreite ist an Primärblättern sogar am breitesten an der Übergangsstelle von Kanne und darunterliegendem Spreitenteil. Die Flügel differenzieren sich ganz allmählich aus dem oberen Teil des Spreitenrandes heraus. Das sind gewisse Schwierigkeiten für Goebel's Deutung. Dazu kommt noch, daß einige Nepenthaceen-Arten gestielte Blätter haben, so daß der Blattgrund hier außer der Lamina noch einen Stiel und inen zweiten Blattgrund gebildet haben müßte. Eine Entscheidung zwischen beiden, übrigens nicht wesentlich verschiedenen Ansichten läßt sich bei unserer Unkenntnis der phylogenetischen Entwicklung nicht fällen.

Fig. 14. Schemen der Blattentwicklung. Erklärung s. Text.

Bei den meisten Arten, so auch bei Nepenthes compacta bildet jedes Blatt eine Achselknospe. Sie wird von einer kappenartigen Um-

wallung umhüllt, die, wie auch die ersten Blätter der Knospe, außerordentlich stark behaart und dadurch vor dem Vertrocknen geschützt ist. Das Querschnittsbild einer typischen Umwallung zeigt rechts und links ein Gefäßbündel. Da nun die Kappe nicht nur von oben, sondern auch von rechts und links über die Knospe greift, so haben wir es hier offenbar nicht mit einer Emergenz, sondern mit dem Verwachsungsprodukt von zwei Vorblättern zu tun, die, wie dies ja bei den Dikotylen allgemein der Fall ist, senkrecht zum Tragblatt stehen. Die Ausbildung der Umwallung unterliegt großen Schwankungen. Einige Formen zeigt Fig. 15. Die ersten Blätter der Knospe haben ein halb Stellung, später verschiebt sich die Stellung zu zwei Fünftel, die für die meisten Nepenthaceen-Arten typisch ist; einzelne Arten haben ein halb Stellung. Auffallend ist, daß die zwei ersten Blätter der Knospe im allgemeinen keine Spur von Kannenanlagen zeigen.

Bisher habe ich nur „Primär- und Folgeblätter" einander gegenüber gestellt. Die Folgeblätter ihrerseits zeigen einen Dimorphismus,

Fig. 15. Verschiedene Formen der Überwallung der Achselknospen.

der zur Aufstellung der Termini ascidia radicalia für die unteren, ascidia caulina für die oberen Blätter geführt hat. Als Beispiel will ich Nepenthes compacta benutzen, an der ich die meisten Untersuchungen ausgeführt habe. Die unteren Blätter, die dieser Bastard entwickelt, folgen genau dem bisher geschilderten Typus, nur muß noch erwähnt werden, daß die Ranke und Kanne bereits vor der Aufkrümmung nicht genau in einer Geraden liegen, sondern daß die Kanne einen sehr großen stumpfen Winkel mit der Ranke bildet und zwar ist die Krümmung so gerichtet, daß die Alae nach der Ranke hin stehen. In diesem Sinne verläuft dann auch die Weiterkrümmung in die Horizontale, so daß also die durch den Deckelansatz bezeichnete Unterseite der Kanne stets nach unten gerichtet ist. Nachdem die Pflanze eine Anzahl solcher Blätter produziert hat, wächst bei den folgenden die Ranke nicht mehr genau vertikal nach unten, sondern die Oberseite wächst stärker, wodurch der untere Teil zunächst in eine annähernd horizon-

tale Lage kommt, dann aber tritt einige Zentimeter von der ersten Krümmungsstelle ein stärkeres Wachstum der morphologischen Unterseite — topographischen Oberseite — ein, wodurch nunmehr der untere Teil der Ranke nebst Kanne wieder vertikal gestellt wird. Hat die Pflanze einige solche Ranken produziert, so geht das stärkere Wachstum der Rankenoberseite noch weiter, und es kommt zur Bildung eines Ringes in der Ranke, so daß, auch ohne daß die erste Krümmung

a *b* *c* *d*

Fig. 16. *a* Kanne aus der oberen Region (Ascidium caulinum)
b „ „ „ mittleren „ („ intermedium)
c „ „ „ unteren „ („ radicale)

lurch ein stärkeres Wachstum der entgegengesetzten Seite wettgemacht vürde, hier der untere Teil der Ranke vertikal zu stehen kommt Fig. 16). Diese Abwandlungsfolge ist für Nepenthes compacta die ıormale; indessen kommen hin und wieder Abweichungen vor, indem . B. der zweite Typus übersprungen wird oder zunächst eine Ranke nit Ringbildung, dann eine mit zwei Knicken gebildet wird. Auch vird der Übergang zwischen Typ I und II oft durch Ranken vermitelt, die zwar zunächst durch stärkeres Wachstum der Oberseite einen

Bogen bilden, der sich aber dann wieder gerade streckt. Hand in Hand mit diesen Veränderungen gehen solche die Stellung der Kanne betreffend. Während nämlich, wie erwähnt, beim Typus I die Kanne mit ihrer Alaeseite schon vor der eigentlichen Aufkrümmung etwas nach der Ranke zu gebogen ist, ist sie in der Regel bei den folgenden Typen mit ihrer Alaeseite von der Ranke etwas weggebogen. Sie bildet auch jetzt wieder einen stumpfen Winkel mit der Ranke, aber so, daß jetzt die Alaeseite und die morphologische Oberseite der Ranke die äußere Umgrenzung des Winkels bilden, während sie im ersten Falle die innere Umgrenzung bildeten. Und nun tritt auch die Aufkrümmung in die Horizontale und die daraufolgende in die Vertikale nicht so ein, daß die Alaeseite nach oben gerichtet ist, sondern die Krümmung tritt umgekehrt so ein, daß die Alae nach unten gerichtet sind, während die morphologische Unterseite oben liegt. Dadurch kommt es, daß bei der schließlichen Vertikalstellung der Kanne die Alae nicht der Ranke zu, sondern von ihr abgekehrt sind, was einen der wesentlichen Unterschiede der Ascidia caulina gegenüber den Ascidia radicalia darstellt. Schon vor Beginn des Aufkrümmungsprozesses hat sich aber die Ranke um 180° tordiert, so daß trotzdem bei der Aufkrümmung die Alaeseite, die ja der morphologischen Oberseite entspricht, nach unten liegt, die Kanne nicht

Fig. 17. Nep. mixta var. superba. *I* Sproßgipfel zeigt die beginnende Torsion der Ranke. *II* Kanne mit nach außen stehenden alae.

ler Sproßachse zugekehrt wird, nicht zwischen Sproßachse und Ranke zu liegen kommt, wie bei den Ascidia radicalia, sondern von der Sproß-ıchse weg nach außen aufgebogen wird (Fig. 17). Zwischen diese beide Formen wird nun aber bei Nepenthes compacta fast stets noch ein Typus eingeschoben, bei dem die Aufkrümmung aus der inversen Stellung in die Horizontale und weiter so erfolgt, daß die morpho-ogische Ober- und Unterseite seitlich liegen, die Flanken aber zur opographischen Ober- bzw. Unterseite werden, so daß bei der auf-gerichteten Kanne die Flügel neben der Ranke stehen. Meistens hat bei diesen Zwischenformen — ich will sie Ascidia intermedia nennen — eine Torsion der Ranke um 90° vor der Aufkrümmung stattgefunden, so daß die Medianebene der Kanne senkrecht zu der des Blattes zu stehen kommt. Auch hier habe ich hin und wieder Fälle beobachtet, bei denen entweder dieser Typus ganz unterdrückt war, oder bei denen eine solche seitlich aufgekrümmte Kanne erst nach einem Ascidium aulinum kam.

Mit dieser veränderten Stellung der Kanne zur Ranke geht Hand n Hand eine Veränderung in Gestalt und Färbung der Kanne, ja diese ind es überhaupt gewesen, die zur Aufstellung der Begriffe Ascidia adicalia und caulina geführt haben, während der Dimorphismus der Stellungsverhältnisse erst von Veitch und Solms hervorgehoben wurde. Vie bereits oft in der Literatur angegeben ist, werden allmählich die Alae immer mehr reduziert. Meist verlieren sie ihren fransigen Rand, o daß sie nur noch mehr oder weniger hervortretende Leisten an der Kanne bilden. Ferner wird die bauchige Gestalt der Ascidia radicalia estreckter, zylindrischer. Ich will hier noch erwähnen, daß während ei Nepenthes compacta die Stecklinge auch von älteren Exemplaren vieder mit Ascidia radicalia beginnen und später Ascidia caudina bilden, ei Nepenthes mixta die meisten Stecklinge nur Ascidia caulina produ-ieren. Diese haben hier — ob die bei uns als „mixta" gezogene Iybride wirklich Nepenthes mixta ist, konnte ich nicht mit Sicherheit rmitteln — breite gefranste Flügel, die von der Ranke abgewandt ind. Sie zeigt das von Solms für Nepenthes Curtisii erwähnte Ver-alten, daß die beiden Kannenformen so verschieden aussehen, daß ıan sie als ganz verschiedenen Arten zugehörig ansprechen würde. Die unteren sind lebhaft purpurn gefleckt, abgeflacht zylindrisch, die beren mattgrün und trichterförmig nach unten zugespitzt. Die An-aben von Solms, daß durchaus nicht alle Arten einen Kannendimor-hismus aufzeigen, kann ich bestätigen, auch im Münchener Botanischen Garten bringen Nepenthes ampullaria und Nepenthes Veitchi stets

nur Ascidia radicalia hervor. Auch dürfte die Zahl der Unterschiede zwischen oberen und unteren Kannen variieren. Auf all diese Verhältnisse komme ich noch im physiologischen Teil genauer zu sprechen. Bemerkt sei hier noch, daß nach Macfarlane bei Nepenthes Boschiana, maxima und Vieillardii ein Kannentrimorphismus derart vorhanden ist, daß die unteren Ascidia bauchig, die darüber befindlichen schlauchförmig, die obersten trichterförmig sind. Doch fehlen Angaben über die Stellung der Alae zur Ranke und Achse und der Kannenmediane zur Blattmediane bei diesen Formen.

Um wieder auf die Blattfolge zurückzukommen, so folgen auf die Ascidia caulina Blätter, deren Kanne verkümmert ist. Die Ranke krümmt sich aber spontan ein und kann, wenn sie eine Stütze erreicht, als Ranke funktionieren. Einzelne Arten, wie Nepenthes Veitchi und Rajah scheinen solche Ranken nie zu bilden. Es ist schon vielfach in der Literatur darauf hingewiesen worden, daß die in der Nähe der Infloreszenz befindlichen Blätter fast stets die Kannen verkümmern lassen. Schneidet man nun den sich entwickelnden Blütensproß und dann die folgenden jeweils in der Achsel des nächst unteren Blattes entstehenden ab, so bringt man die Kannen leicht zur Entwicklung, woraus folgt, daß nicht die stofflichen Bedingungen in diesem Alter sich so geändert haben, daß die Ausbildung der Kannen nicht mehr möglich ist, sondern daß die Unterdrückung der Kannenbildung Folge des Nahrungsentzuges durch den heranwachsenden Blütensproß ist.

Auf ein eigentümliches Verhalten der fassenden Ranken hat bereits Solms aufmerksam gemacht. Die Ranke ist nämlich, wie Solms erkannt hat, nur ein kurzes Stück unmittelbar hinter der Kanne reizbar, und zwar, wie ich festgestellt habe, nur auf der morphologischen Unterseite. Hat sie nun gefaßt, so wird zwischen Kanne und Ranke noch ein starkes, rankenförmiges Stück eingeschoben, das deutlich die Fortsetzung der Flügel auf seiner Oberseite als Kanten zeigt. Es geht aus der unmittelbar an den Kannengrund grenzenden Zone hervor und biegt sich und damit die Kanne positiv geotropisch nach unten, also in die normale Lage. Die Ranken der Ascidia radicalia sind haptotropisch nicht reizbar. Die Ringbildung der Ranke der Ascidia caulina wird nicht durch Berührungsreiz hervorgerufen. Die Empfindlichkeit für Berührungsreize ist bei den Ranken sehr gering, so daß es sehr langer Reizung bedarf, um überhaupt Krümmungen hervorzurufen. Gelingt es künstlich, so geht die Einkrümmung in der Regel nach Aufhören des Berührungsreizes zurück, ohne zur Ringbildung zu führen. Sehr zahlreiche Beobachtungen zeigten mir, daß die Ring-

bildung auch bei solchen Exemplaren eintrat, die gar nicht durch Berührung gereizt sein konnten. Versuche mit chemischer und Wundreizung zwecks künstlicher Ringbildung verliefen ebenfalls erfolglos. Inwieweit aber geotropische oder epinastische Reaktionsweise an dieser Ringbildung beteiligt sind, habe ich nicht mit Sicherheit feststellen können, doch glaube ich, daß die Krümmung sich als durch den Schwerereiz bedingt erweisen wird.

3. Blütenbau.

Die Infloreszenzen von Nepenthes entstehen terminal und bilden bald einfache Trauben, bald Trauben, deren Achsen I. Ordnung sich zymös verzweigen und meist zweiblütige Wickel bilden. Während bei einigen von mir untersuchten Formen, z. B. Nepenthes mixta, ampullaria, melamphora, die Achsen I. Ordnung ein Tragblatt zeigten, fehlten die Vorblätter bei diesen Formen vollständig; indessen hat Eichler für Nepenthes destillatoria gefunden, daß dort bei unverzweigten Blütenstielen die Vorblätter fehlen, bei verzweigten aber das fertile Vorblatt entwickelt wird. Die Infloreszenzen sind diözisch, doch hat Moore — zitiert nach Macfarlane — einen Fall beschrieben, bei dem die unteren Blüten der Infloreszenz weiblich, die oberen männlich waren. In unseren Gewächshäusern sind nicht alle Arten zum Blühen zu bringen, auch wenn sie in sehr kräftigen mehrjährigen Exemplaren vertreten sind; dagegen blüht von Nepenthes mixta jedes Jahr ein jedes Exemplar. Ganz besonders selten sind weibliche Blütenstände, was nach den Mitteilungen von Solms einerseits auf der im Verhältnis zu den männlichen Exemplaren geringen Zahl der weiblichen, andererseits auf ihrer geringeren Kräftigkeit und Kulturfähigkeit beruhen soll.

Fig. 18. Diagramm einer männlichen Blüte von Nep. mixta.

Die Blüten sind in der Regel vierzählig, selten drei- oder sechszählig. Das Perianth besteht bei den vierzähligen aus zwei Kreisen dekussierter Petala. Die Deckung ist teils in beiden Kreisen imbricat, teils beim äußeren valvat. Baillon und Lecomte haben auf die Verschiedenheit in der Größe der beiden Kreise hingewiesen. Die männlichen Blüten tragen auf einer Säule Staubbeutel, deren Zahl zwischen 4 und 20 schwankt, und die ein-, zweireihig oder unregelmäßig angeordnet sind (Fig. 18). Ich habe den Gefäßbündelverlauf

und die Entwicklungsgeschichte der männlichen Blüten genauer untersucht, und zwar bei Nepenthes mixta (Fig. 19). Die normale Zahl der Staubbeutel beträgt hier 14, doch variiert diese Zahl sehr, besonders nach unten, und zwar ohne eine bestimmte Regelmäßigkeit, etwa der Art, daß die Zahl der Antheren nach der Infloreszenzspitze hin abnähme. In ganz jungen Blüten ist der Blütenboden ein halbkuglig sich hervorwölbender Körper, allmählich wird er zu einem rechteckigen, etwas länglichen Viereck, so daß die Anlagen der vier ersten Staubbeutel sichtbar werden. Sie fallen zwischen die Perianthblätter. Nun treten zwischen diesen vier Staubbeuteln abermals Anlagen auf, und zwar an normalen 14zähligen Blüten je eine gegenüber den zwei äußeren Petala, je zwei gegenüber den inneren, schließlich treten auf der Oberfläche des allmählich immer größer werdenden Blütenbodens noch vier Staubbeutelanlagen auf. Die außerordentliche Variabilität der Staubblattzahl macht es indessen außerordentlich schwer mit Sicherheit

Fig. 19. Entwicklungsgeschichte der männlichen Blüte von Nep. mixta.

festzustellen, ob die Entstehungsfolge spiralig oder in Kreisen sich vollzieht. Allem Anschein nach haben wir hier einen Übergangstypus vor uns. Die geschilderte Entwicklung scheint mir, abgesehen von ihrer systematischen Bedeutung, auf die ich noch zurückkomme, deshalb einiges Interesse zu haben, weil sie zeigt, daß die Säule, die die Staubbeutel trägt, kein Verwachsungsprodukt der Staubfäden ist, sondern einfach der emporgehobene und später gestreckte Blütenboden ist; daß sie phylogenetisch aus einer der Staubbeutelzahl entsprechenden Zahl von Filamenten sich ableitet, soll nicht bestritten werden, aber die tatsächliche ontogenetische Entwicklung zeigt eben diesen Verschmelzungsprozeß nicht mehr.

In jeden Staubbeutel führt ein Gefäßbündel, das je einen sich wiederum in kleinere Stränge auflösenden Strang nach jeder Anthere zu führt. Die Gefäßbündel der den unteren Staubbeutelring der Säule bildenden Staubbeutel vereinigen sich nun zu vier Strängen, an die

hin, durch stärkeres Wachstum der Chalazaregion hervorgerufen wird Gegenüber der Mikropylengegend am Funiculus befindet sich ein Gewebevorsprung, von dem man zunächst annehmen könnte, daß er vielleicht etwas mit der Verlängerung des Samens nach der Mikropylenseite zu tun hätte. Dem ist aber nicht so; denn spätere Stadien zeigen deutlich, daß diese Verlängerung vom äußeren Integument gebildet wird. Auch kann man den Vorsprung noch am reifen Samen als solchen erkennen. Ein etwas älteres Stadium zeigt den Embryosack deutlich. Er scheint ganz normal zu sein, jedenfalls konnten mit Sicherheit zwei Synergiden, die große Eizelle, die beiden sekundären Kerne und Antipoden — ihre Zahl konnte ich nicht genau feststellen — nachgewiesen werden. Von der Entwicklung des Embryo habe ich kein einziges Stadium erhalten, sondern nur die schon nahezu reifen Samen, deren Bau oben beschrieben ist. Die Blüten der Nepenthaceen verbreiten einen unangenehmen Duft, der zahlreiche Insekten anlockt, so daß neben der Windbestäubung die durch Insekten zweifellos eine große Rolle spielt.

4. Anatomische Verhältnisse.

Wurzel. Der Bau der Primärwurzel ist bereits bei der Keimung besprochen worden. Einige Zeit nach der Keimung entstehen an ihr in akropetaler Reihenfolge Seitenwurzeln. Bei meinen einjährigen Keimpflanzen waren diese mehrere Zentimeter lang, während die Primärwurzel sich kaum verlängert hat, also nur etwa 1 cm lang ist. Macfarlane gibt indessen an, daß sie während des ersten Jahres etwa 10—15 cm lang wird. Mir erscheint es sehr zweifelhaft, ob nicht wie bei den Droseraceen später die Wasserversorgung durch Adventivwurzeln besorgt wird. Der Querschnitt älterer Wurzeln zeigt eine dickwandige wurzelhaartragende Epidermis mit gewölbten Außenwänden, zwei Lagen ebenfalls dickwandiger ziemlich großer Rindenzellen und eine Endodermis mit typischen Casparischen Streifen. Das Pericambium ist sehr schwach ausgebildet, meist einschichtig, indessen treten die Gefäße auch oft bis an die Endodermis heran. Die Zahl der radiären Gefäßbündel variiert nach der Höhe, in der der Schnitt geführt wird, zwischen drei und sechs. Die Holzteile enthalten Tracheiden und Tracheen, deren Englumigkeit auffällt. Der Siebteil ist normal. Die Wurzeln zeigen Korkbildung und sekundäres Dickenwachstum. Während das Wurzelsystem meiner Keimpflanzen ziemlich schwach entwickelt ist, zeigen unsere älteren Pflanzen eine außerordentlich ausgiebige Bewurzelung.

Stamm. Die Anatomie des Stammes ist bereits mehrfach untersucht worden, speziell von Zacharias und Macfarlane, auf deren Darstellungen und Abbildungen ich verweise. Die Untersuchungen von Zacharias sind von Heinicher erweitert worden, der besonders den Lianentypus des Stammes hervorhebt, der sich in der Weite der Gefäße, in dem geschlängelten Verlauf der Grenze zwischen Rinde und Holzkörper und der dadurch angedeuteten Zerklüftung des Holzkörpers kundtut. Charakteristisch für den Nepenthaceen-Stamm ist das Auftreten eines Spiralfaserringes zwischen Rinde und Gefäßbündelring und das massenhafte Vorkommen von isoliert liegenden Spiralfasern im ganzen Gewebe. Die Bedeutung dieser Zellen als Wasserspeicher ist von Kny und Zimmermann erkannt worden. Holle hat gefunden, daß sie sich schon in Berührung mit mäßig welkem Parenchym entleeren.

Blatt. Das typische Nepenthaceen-Blatt besteht aus Kanne, Ranke und Lamina. Die Lamina hat monokotylenähnliche Nervatur. Sie zeigt nur auf ihrer Unterseite Spaltöffnungen. Auf die Epidermis der Oberseite folgt ein ein- oder mehrschichtiges Wassergewebe, dann ein mehr oder weniger ausgebildetes Palisadenparenchym, unter dem schließlich das Schwammgewebe liegt. Die Ranke besitzt keine Besonderheiten. Im allgemeinen liegen die Siebteile nach unten, die Holzteile nach oben, doch kommt auch eine gewisse Annäherung an die Stammstruktur vor. Die Kanne besteht aus Deckel und Kannenhöhlung. Der Deckel ist gewöhnlich in der Mitte des Randes eingekerbt und oft, besonders bei Nepenthes Veitchi, in der Mitte stark verdickt. Er wird von zahlreichen Gefäßbündeln durchzogen, deren Siebteile nach oben gerichtet sind. Auf der Unterseite trägt er Nektardrüsen und erhöht gelegene Spaltöffnungen, die auch auf dem Deckel der Primärblätter auftreten. Die Gefäßbündel des Deckels vereinigen sich in seinem Ansatzpunkte mit denen der Kanne und schließlich verlaufen die Bündel in der Blattspitze und deren seitlichen Auswüchsen. Die Kannenhöhlung wird begrenzt und ausgesteift von dem Kragen, in dem die Gefäßbündel ohne Ordnung verlaufen. Das Kanneninnere läßt zwei Typen unterscheiden, Formen mit und ohne Gleitzone. Die Gleitzone ist eine mit wachsartiger Cuticula überzogene drüsenfreie Zone. Keine Gleitzone haben z. B. Nepenthes ventricosa, Lowii, deutliche Gleitzonen zeigen Nepenthes gracilis, alata. Bei manchen Arten differiert dies Verhalten bei den ascidia radicalia und caulina. So sind nach Macfarlane bei Nepenthes Raflesiana und melamphora die unteren Kannen ganz drüsig, die oberen haben eine Gleitzone. Bei Nepenthes ventricosa,

die im Münchener Garten nur eine Kannenform produziert, die keine Gleitzone hat, habe ich eine Kanne gefunden, die eine wohl ausgebildete Gleitzone besaß. Schon Oudemans und Wunschmann haben auf solche Vorkommnisse aufmerksam gemacht. Besonders interessant ist das Verhalten, das ich bei Nepenthes ampullaria beobachten konnte. Diese Form bringt nach Macfarlane sowie in allen von mir untersuchten Fällen — an Material, das zu ganz verschiedenen Zeiten gesammelt worden ist, — nur Kannen ohne Gleitzone hervor. Die Blätter der Keimpflanze zeigen indessen eine deutlich entwickelte breite Gleitzone, so daß man wohl schließen muß, daß die Ausbildung einer Gleitzone nicht eine nachträgliche Anpassung, sondern vielmehr der ursprüngliche Zustand war, der vielleicht nur bei Arten, für die die Gleitzone keine besondere Bedeutung hatte, aufgegeben wurde, um einer reichlicheren Drüsenentwicklung Raum zu geben. Die Gleitzone zeigt eigentümliche möndchenförmige, vorspringende Zellen. Macfarlane und dann unabhängig von ihm Haberlandt und Bobiscut haben gezeigt, daß sie die eine vorgewölbte Schließzelle einer verlagerten Spaltöffnung darstellen. Auch ich habe an Keimpflanzen von Nepenthse ampullaria noch deutlich diesen Ursprung erkennen können, da ich meist noch die zweite Schließzelle deutlich nachweisen konnte. Haberlandt legt ihnen die biologische Bedeutung bei, wohl dem herab- nicht aber dem heraufkriechenden Insektenfuß eine Stütze zu bieten und bezeichnet den vorliegenden Funktionswechsel als einen der interessantesten der physiologischen Pflanzenanatomie. Macfarlane will festgestellt haben, daß die „Möndchen“ als Hydathoden funktionieren, was ich nie beobachten konnte.

Drüsen. Goebel hat die Droseraceendrüsen auf einen einzigen Typus zurückgeführt, und so lag die Frage nahe, ob dies auch bei den Nepenthaceen möglich sei. Auch hatte er eine Vorstellung über das Zustandekommen der Insektivorie entwickelt, die später von Haberlandt für Pinguicula direkt erwiesen worden ist. Nach dieser Anschauung sollen die Ahnen der Insektivoren, die als Bewohner feuchter Standorte Hydathoden besaßen, zunächst ein schleimiges Sekret abgesondert haben, wohl um das Wasser langsamer verdunsten zu lassen oder auch, um es wieder absorbieren zu können. So konnten sie zunächst zufällig Insekten festhalten und die bei ihrer Verwesung in Lösung gehenden Nährstoffe aufnehmen, woraus sich dann die habituelle Insektivorie entwickelt hat. Auch für Nepenthaceen hat nun Haberlandt das Vorhandensein von Hydathoden wahrscheinlich gemacht und damit einen Zusammenhang zwischen Wasserausscheidung

und Insektivorie. Meine Untersuchungen haben nun das Vorhandensein von Hydathoden zweifellos festgestellt, worauf ich im experimentellen Teil zurückkomme, aber andererseits gezeigt, daß bei Nepenthaceen die Verdauungsdrüsen nicht von Hydathoden abstammen, sondern daß hier die Insektivorie aus einem ganz anderen Funktionswechsel entstanden ist.

Die Nepenthaceen-Drüsen folgen nämlich zwei verschiedenen Typen, die sowohl durch anatomische wie entwicklungsgeschichtliche Merkmale als auch durch ihre Funktion scharf geschieden sind. Den ersten Typus stellen die Hydathoden dar. Es sind flache Drüsen, die auf einem ein- oder mehrzelligen Fuß etwa 4—16 rosettenförmig angeordnete Zellen tragen. Sie sind außerordentlich zahlreich. Schon auf den Primärblättern finden sie sich teils sitzend, teils den Kopf eines Tentakels bildend. Ebenso sitzen sie auf den Folgeblättern und auch auf den Blütenblättern trifft man sie an, wo sie etwas höher differenziert sind dadurch, daß der Drüsenkopf hier nicht einschichtig, sondern im allgemeinen zweischichtig ist (Fig. 22). Auch ist hier die Zahl der Zellen in einer Schicht durchschnittlich größer als in der vegetativen Region. Verfolgt man nun die Entwicklungsgeschichte dieser Hydathoden, so sieht man, wie sich zunächst eine Epidermiszelle emporwölbt, dann durch eine perikline Wand eine Kopfzelle abschneidet. Darauf tritt gewöhnlich noch eine perikline Wand auf und nun teilt sich das Köpfchen durch Antiklinen, wodurch die Zellrosette entsteht Bei den Blütenhydathoden tritt natürlich auch noch in der Kopfzelle eine perikline Wand auf.

Fig. 22. Hydathoden in verschiedenen Stadien. *a* Blatthydathode. *b* Blütenhydathode. *c* Entwicklung der Blatthydathode.

Fig. 23. Typische Verdauungsdrüse. Nep. compacta.

Der typische Vertreter des zweiten Drüsentypus ist die Verdauungsdrüse (Fig. 23). Während Korthals, Treviranus und Meyen die Verdauungsdrüsen für subepidermal hielten, erkannte Oudemans sie als erster als Epidermalgebilde. Eine solche Verdauungsdrüse bildet eine mehr oder weniger kreisförmige flache Scheibe, die aus mehreren Zellschichten besteht. Die äußerste Zellschicht, die die

Drüse nach der Kannenhöhlung hin abgrenzt, besteht aus Zellen mit kutinisierten Radialwänden, deren Längsdurchmesser in der Regel größer ist als ihr Querdurchmesser. Die Cuticula der Oberfläche ist nicht sehr dick. Membranzapfen verschiedener Größe springen in das Zellumen der Außenzellen der Drüsen vor. Fenner gibt an, daß die Cuticula von Nepenthes Rafflesiana ganz deutlich mit relativ großen Poren versehen sei. Ich konnte solche zwar nicht mit Sicherheit nachweisen, sondern an den Drüsen der im hiesigen Garten als Nepenthes Rafflesiana gezogenen Art sowie an anderen Arten ließ sich nur eine feine Granulierung nachweisen. Doch halte ich das Vorhandensein von Poren für nicht unwahrscheinlich. Auf die Außenschicht folgt bei den typischen Drüsen, z. B. bei denen von Nepenthes compacta,

I

II

Fig. 24. *I* Drüse aus dem oberen, *II* Drüse aus dem unteren Teil des Kanneninneren von Nep. ventricosa.

Fig. 25. Übergangsstadien zwischen oberen und unteren Verdauungsdrüsen von Nep. ventricosa.

nach innen zu eine gewöhnlich einige Zelllagen bildende Schicht etwa isodiametrischer dünnwandiger Zellen und auf diese wieder einige Zellreihen, die im Querdurchmesser bedeutend größer sind als im Längsdurchmesser. Ihre Radialwände sind stark kutinisiert, und die Kutinisierung greift auch auf die Tangentialwände über. Die ganze Drüse ist von einer Kappe bedeckt, die aus stark kutinisierten Zellen, deren Lumen größtenteils obliteriert ist, besteht. Die an die Drüsen angrenzenden Epidermiszellen geben Phloroglucinreaktion, sind also verholzt, ein bei Epidermiszellen nicht häufiges Vorkommen. Ich will nun einige spezielle Fälle beschreiben. Bei Nepenthes ventricosa (Fig. 24, 25) finden sich zwei Drüsentypen. Die im unteren Teile der Kanne befindlichen sind sehr flach und besitzen keine Kappe, die im

oberen Teil sitzenden sind viel gewölbter und besitzen eine Kappe. Bei beiden Formen fehlt übrigens die parenchymatische Mittelschicht gänzlich. Im mittleren Teil der Kanne finden sich Übergangsstadien, die den Beginn der Wölbung und Kappenbildung zeigen. Auch Nepenthes ampullaria zeigt einen Drüsendimorphismus. Die Drüsen der ersten Primärblätter haben keine Kappe, je später ein Blatt entstanden ist, eine um so stärker ausgebildete Kappenbildung zeigt es und die Kannen der Ascidia radicalia bedecken ihre Drüsen mit einer starken Kappe. Die Differenzierung der Drüsen bei Nepenthes ventricosa kann man sich biologisch deuten. Haberlandt schreibt den Kappen eine doppelte Bedeutung zu. Einmal sollen sie die Verdunstung des ausgeschiedenen Sekretes verzögern, dann dem Fuß eines herabkriechenden Insektes eine Stütze bieten, dem eines heraufkriechenden wehren. Da beide Funktionen von den in der Regel von Kannenflüssigkeit umspülten Drüsen am Grunde nicht erfüllt zu werden brauchen, so könnte deshalb bei ihnen die Kappenbildung unterbleiben. Schließlich möchte ich noch den Bau der Kannenwand von Nepenthes mixta erwähnen. Hier zeigen die an die Drüsen grenzenden Zellen außerordentlich stark verholzte Membranen. Auch nach außen, also nach dem Kanneninnern zu, nicht nur untereinander, zeigen sie Tüpfel. Hält man dies mit der Verholzung der Epidermismembranen zwischen den Drüsen überhaupt zusammen, so scheint es, als ob neben den Drüsen auch die dazwischen liegenden Partien irgendwie an der Absorptions- oder Sekretionstätigkeit der Kanne beteiligt sind.

Fig. 26. Entwicklungsgeschichte der Verdauungsdrüsen von Nep. comp.

Die Angaben über die Entwicklungsgeschichte der Drüsen sind widerstreitend. Wunschmann hatte gefunden, daß sie ganz aus einer Epidermiszelle hervorgehen, während Fenner nur die äußerste Schicht epidermal sein läßt, im übrigen aber eine Beteiligung hypodermalen Gewebes an der Drüsenbildung behauptet. Meine Untersuchungen an Nepenthes compacta bestätigen die Angaben Wunschmanns vollständig (Fig. 26). An Kannen, die etwa $1^1/_2$ cm lang sind, findet man die erste Anlage der Drüse, indem sich eine Epidermiszelle vergrößert und etwas vorwölbt, dann treten antikline Wände auf, die die Zelle in zwei, vier, acht Zellen zerlegen und nun erst treten auch

perikline Wände auf, die die Drüsen in mehrere Etagen fächern. Die Zellteilungen dauern in den tiefer gelegenen Zellen länger an als in den höher gelegenen und treten in jenen auch dann noch auf, wenn die äußerste Schicht schon völlig entwickelt ist. Daß an der Entwicklung nur die Epidermis beteiligt ist, kann man außer an der Lage der Zellen auch ganz deutlich daran sehen, daß die unter der Epidermis liegende Schicht bedeutend dickere Membranen hat als die Epidermis, wodurch man jede Zelle sofort als zur Epidermis gehörig oder nicht gehörig identifizieren kann. Mit der Drüsenentwicklung gleichzeitig vollzieht sich die Entwicklung der Überwallung. Zunächst vergrößern sich die betreffenden an die Drüsen angrenzenden Epidermiszellen nach dem Kanneninnern zu, dann treten auch in ihnen Zellteilungen auf.

Nicht nur im fertigen Zustande sind also die Verdauungsdrüsen und Hydathoden verschieden gebaut, auch die Entwicklungsgeschichte der Verdauungsdrüsen vollzieht sich ganz anders als die der Hydathoden. Bei diesen haben wir zuerst perikline, dann antikline Teilungen, bei jenen zuerst mehrere antikline und dann erst perikline Teilungen. Demgemäß ist auch nirgends eine Übergangsform zwischen beiden Typen zu finden. Da also offenbar diese beiden Typen nicht genetisch miteinander verknüpft sein können. so war es von höchstem Interesse, daß ich die Nektardrüsen der Petala vollkommen identisch mit den Verdauungsdrüsen fand. Auch hier bildet die ganze Drüse eine flache Scheibe, auch hier eine äußere Schicht länglicher Zellen mit kutinisierter Membran, nach innen zu dünnwandiges parenchymatisches Gewebe und als Abschluß gegen das Blattgewebe breite, flache Zellen, deren Radial- und teilweise auch Tangentialwände stark kutinisiert sind. Die völlige Übereinstimmung läßt keinen Zweifel an einer übereinstimmenden Entwicklung. Schon Macfarlane hat den übereinstimmenden Bau der Nektar- und Verdauungsdrüsen beobachtet, aber keinerlei Betrachtungen daran geknüpft. Da nun Nektardrüsen etwas im Pflanzenreiche weit verbreitetes sind, Verdauungsdrüsen aber eine spezielle Anpassung, so kann es keinem Zweifel unterliegen, daß die Nektardrüsen die phylogenetisch älteren sind. Um uns nun das Zustandekommen der Insektivorie bei Nepenthaceen verständlich zu machen, werden wir annehmen müssen, daß zunächst außer auf den Petala Nektardrüsen auch auf den Laubblättern aufgetreten sind, um Insekten anzulocken. Durch die klebrige Beschaffenheit des Sekretes werden zunächst rein zufällig kleine Insekten festgehalten worden sein und dadurch war, wie beim Pinguiculatypus, die Möglichkeit zu einer weiteren Ausbildung der Insektivorie gegeben. Auch bei Sarracenia

sind nach Macfarlane's Angaben die Verdauungs- und Nektardrüsen gleich gebaut, so daß wir auch bei Sarracenia die gleiche Entstehungsweise der Insektivorie annehmen müssen. Daß die Entwicklung sich tatsächlich so vollzogen hat, findet noch eine starke Stütze darin, daß auch Stamm und Blätter Honigdrüsen tragen (Fig. 27). Sie sind ihrem anatomischen Bau nach vollkommen übereinstimmend mit den Verdauungs- und Nektardrüsen der Petala. Macfarlane scheint diese Übereinstimmung, die sich in der Zusammensetzung aus den drei typischen Schichten ausprägt, völlig entgangen zu sein. Er erwähnt lediglich ihre Ähnlichkeit mit tierischen Drüsen und unterscheidet zwischen drei sezernierenden Schichten und zwei darunterliegenden, die den Membrana propria der tierischen Drüsen entsprechen sollen. Auf diesen Vergleich kommt er wegen ihrer Gestalt. Diese ist nämlich gegen die der Verdauungsdrüsen dahin abgeändert, daß die Drüse hier keine flache Scheibe mehr ist. Die Blattdrüsen sind an ihren Rändern schwach umgebogen, so daß ein Hohlraum entsteht, in dem, wie man sich leicht mit der Zunge überzeugen kann, zuckerhaltiges Sekret aufbewahrt wird. Noch weiter geht die Biegung der Stammdrüsen. Hier biegt sich die Drüse in der Mitte um, so daß ein schmaler Kanal entsteht, in dem das Sekret Platz findet. Die biologische Bedeutung dieser Gestaltung beruht offenbar darauf, daß das Sekret vor Verdunstung und mechanischer Abstreifung geschützt werden soll. Vielleicht kommt auch in Betracht, daß die in Berührung mit dem Sekret stehende Oberfläche vergrößert wird, wodurch eine leichtere Resorption ermöglicht ist, und darin würde dann eine gewisse Analogie mit entsprechend gebauten tierischen Drüsen liegen. Ähnlich gebaute Drüsen finden sich auch auf der Deckelunterseite. Sie unterscheiden sich von den Verdauungsdrüsen dadurch, daß sie oft eine kreisförmige Umwallung besitzen. Man könnte annehmen — und Wunschmann hat die Vermutung geäußert — daß die Kreisförmigkeit des Walles mit der Lage der Drüse zum Erdradius zusammenhängt. Dem ist jedoch nicht so, denn auch die Verdauungsdrüsen, die unten am Kannengrund sitzen, also an einer horizontalen Fläche, zeigen eine einseitige Überwallung.

Fig. 27. Blattdrüse von Nep. comp.

Es bleibt nur noch die Behandlung der Randdrüsen. Dickson hat gefunden, daß an dem in die Kanne hineingebogenen Teil des Kragens zwischen jedem Zahn eine längliche honigsezernierende Drüse sitzt, die vom Randgewebe überwallt wird. Ihre Entwicklungsgeschichte

ist von Macfarlane angegeben worden, aber falsch. Schon Heide, der die Entwicklungsgeschichte des Kragens als erster richtig dargestellt hat, hält die Angaben Macfarlanes nicht für recht glaubhaft. Der anatomische Bau der fertigen Drüse erweist sich dem Typus nach als völlig übereinstimmend mit dem der Verdauungsdrüsen. Auch hier findet sich eine kutinisierte Außenschicht aus länglichen Zellen, auf diese folgt ein sehr langgestrecktes parenchymatisches Gewebe, das in seiner Mitte längliche zugespitzte, also etwas prosenchymatische, dünnwandige Zellen aufweist, und die ganze Drüse wird gegen ihre Umgebung durch eine Schicht breiter, flacher Zellen mit stark kutinisierten Radial- und teilweise kutinisierten Tangentialwänden abgeschlossen. Wie bei den Verdauungsdrüsen liegt auch hier in der Nähe der Drüse eine Gefäßbündelendigung. Nach der Schilderung und der Abbildung (Fig. 28) müßte man nun eine der der Verdauungsdrüsen analoge Entwicklungsgeschichte annehmen, denn lediglich die stärkere Entwicklung der parenchymatischen Schicht unterscheidet ja die beiden Formen. Nun hat auch Macfarlane angegeben, daß diese Drüsen epidermal entstanden seien. Er gibt aber nur eine Abbildung des mittleren Stadiums, die eine offenbar stark seitlich getroffene Drüse zeigt. Ich habe an Mikrotomschnitten die Entwicklung genau verfolgt. Es zeigt sich, daß lediglich die Außenschicht der Drüse epidermalen Ursprungs ist. An ganz jungen Stadien sieht man einige Epidermiszellen sich etwas stärker hervorwölben und vergrößern (Fig. 29). Das unter ihnen befindliche Gewebe der Randwucherung ist sehr protoplasmareich und in lebhafter Teilung begriffen. In späteren Stadien schreiten diese Teilungen fort, die Epidermiszellen verlängern sich immer mehr, so entsteht ein nach außen vorspringender Zellkomplex, der sich auch nach innen ziemlich weit erstreckt (Fig. 30). Mit der weiteren Vergrößerung des Randauswuchses geht auch die Teilung des unter der drüsigen Epider-

Fig. 28. Nep. comp. Entwickelte Randdrüse.

Fig. 29. Randdrüsenbildung von Nep. comp. I. Stadium.

Fig. 30. Randdrüsenbildung von Nep. comp. II. Stadium.

mis gelegenen Gewebepolsters weiter. Die in der Mitte liegenden Zellen strecken sich zu ihrer etwas prosenchymatischen Form und schließlich erscheinen die erwähnten Kutinisierungen, die die Drüse vom Gewebe des Randes abheben und die Radialwände der Außenschicht bedecken. So haben wir denn hier den merkwürdigen Fall vor uns, daß zwei analoge Drüsengebilde, die Nektar- und Verdauungsdrüsen einerseits, die Randdrüsen andererseits, ganz verschiedene Entwicklungsgeschichte zeigen. Die ersteren sind reine Epidermisgebilde, die letzteren Drüsen, an denen die Epidermis nur eine Schicht bildet, während der übrige Drüsenkörper vom Binnengewebe geliefert wird. Auch der Rand der Primärkannen von Nepenthes ampullaria zeigte Drüsen. Und zwar hatten die ersten Blätter entsprechend der geringen Ausdehnung des Randes nur eine Drüse, allmählich traten mehr auf. Die Entwicklungsgeschichte dieser Drüsen habe ich nicht untersucht.

5. Die systematische Stellung der Nepenthaceen.

Von den älteren Autoren, wie Adanson, Robert Brown, Brogniart, Blume, Link, Baillon wurden die Nepenthaceen in die Nähe der Cytinaceen und Aristolochiaceen gestellt. In der Tat weisen sie viele Berührungspunkte mit diesen auf, speziell im Bau des Androeceums, andererseits weichen sie durch ihre meist dachige Kelchpräfloration, die Vier- oder Dreizahl der Frucht- und Perianthblätter, die hypogyne Insertion des Perianths und die Morphologie des Blattes erheblich von diesen ab. So haben denn schon Lindley, Eichler, Hallier, Macfarlane und Engler sie zu den Sarraceniaceen und Droseraceen gestellt. Wettstein hält eine Verwandtschaft der Nepenthaceen mit den Droseraceen hingegen für unwahrscheinlich. Die vorliegende Untersuchung hat nun eine Reihe von Merkmalen zutage gefördert, die die Verwandtschaft dieser drei Familien als unzweifelhaft erscheinen lassen. So sind für die Verwandtschaft mit den Droseraceen vor allem die Tetradenbildung der Pollenkörner, die übereinstimmende Keimungsgeschichte und Reduktion des Primärwurzelsystems, das Auftreten von drüsentragenden Tentakeln, die beide funktionell umgewandelte Blattpartien darstellen, als neue wichtige systematische Charaktere zu nennen. Für die Verwandtschaft mit den Sarraceniaceen sprechen vor allem die Ähnlichkeit in Entwicklung und Bau der vegetativen Organe, die Übereinstimmung des Ursprungs der Verdauungsdrüsen aus Nektarien, und die zwischen spiralig und zyklisch stehende Stellung der Staubblätter. Ich gebe hier eine Tabelle, die die Bauverhältnisse der drei Familien der Reihe der Sarraceniales erläutern soll. Aus dieser Tabelle ergibt sich, daß die drei Familien in den meisten Charakteren eine außerordentliche Übereinstimmung zeigen. Demgegenüber fallen die vorhandenen Verschiedenheiten kaum ins Gewicht. Die Ausbildung von Griffel und Narbe z. B. variiert auch in den einzelnen Familien stark, die Bildung eines gefächerten Fruchtknotens aus einem ungefächerten, wie es bei den Droseraceen die Regel ist, ist leicht verständlich, hat ja auch Roridula unter den Droseraceen einen solchen. Demnach ergibt sich als Resultat dieser systematischen Erörterungen, daß die Reihe der Sarraceniales eine natürliche darstellt.

Nepenthaceae	Sarraceniaceae	Droseraceae
Blüten eingeschl. Blüten homochlamydeisch, jedoch in Differenz der beiden Kreise Andeutung der Heterochlamydie	Blüten 2 geschl. Blüten diplochlamydeisch	Blüten 2 geschl. Blüten diplochlamydeisch

Nepenthaceae	Sarraceniaceae	Droseraceae
Blüte radiär, im Androeceum Stellung zuweilen unregelmäßig	Blüte radiär, Stellung der Staubblätter unregelmäßig	Blüten radiär
Fruchtknoten oberständig	Fruchtknoten oberständig	Fruchtknoten oberständig
Karpelle 4 oder 3	Karpelle 3—5	Karpelle 2—5, selten 4
Karpelle von Grund aus verwachsen, die vorspringenden Scheidewände fächern die Kapsel	Karpelle von Grund aus verwachsen, Scheidewände fast oder ganz die Kapsel fächernd	Karpelle von Grund aus verwachsen, keine Scheidewände oder (Roridula) durch vollständige Scheidewände gefächert
Griffel fehlend oder klein	1 gut entwickelter Griffel	Griffel 3—5, selten 1
Narben 4 oder 3 über der Mitte der Karpelle stehend	Narben 3—5 über der Karpellmitte stehend	Narben 3 — zahlreich. Narben an der langen Griffelsäule oder häufiger die Narben auf den fein verteilten Griffelarmen über der Karpellmitte
Kapsel loculicid	Kapsel loculicid	Kapsel loculicid
Samen sehr viele	Samen sehr viele	Samen sehr viele
Samenhaut membranös, nach 2 Seiten verlängert, locker anliegend	Samenhaut membranös, kranzförmig oder flügelartig ausgezogen	Samenhaut membranös, fest oder locker anliegend oft nach zwei Seiten verlängert
Endosperm mit kleinem Embryo	Endosperm mit kleinem Embryo	Endosperm mit kleinem Embryo
Pollen in Tetraden	Pollen?	Pollen in Tetraden
Kelch und Krone 4—3zählig, in zwei Kreisen abwechselnd	Kelch 8—5zählig, ebensoviel Korollblätter, mit den Kelchblättern abwechselnd	Kelch 5—4, Korolle 5—4, mit den Kelchblättern abwechselnd
Primärwurzel reduziert	Primärwurzel vorhanden	Primärwurzel fehlend
Halbsträucher oder Sträucher mit spiraler Blattstellung	Halbsträucher oder Sträucher mit spiraler Blattstellung	Halbsträucher oder Sträucher mit spiraler Blattstellung
Insektivore Blätter mit Verdauungsdrüsen und Tentakeln	Insektivore Blätter mit Verdauungsdrüsen	Insektivore Blätter mit Verdauungsdrüsen und Tentakeln
Die Nektarien zeigen den gleichen anatomischen Bau wie die Verdauungsdrüsen	Die Nektarien zeigen den gleichen anatomischen Bau wie die Verdauungsdrüsen	Nektarien fehlen

II. Biologisch-physiologischer Teil.

1. Biolologisches über die Insektivorie.

Während durch die Untersuchungen von Darwin, Goebel, Vines, Clautriau und vielen anderen die Tatsache der Insektivorie über allen Zweifel erhaben festgestellt ist und gelegentliche ablehnende oder zweifelnde Äußerungen heutzutage keinerlei Berechtigung mehr haben, sind die Ansichten über die spezielle Bedeutung der Insektivorie

noch recht geteilt und ungeklärt. Einige Forscher sehen in ihr, wenigstens bei vielen Arten, eine Luxusanspassung, andere erachten sie als eine für die Erhaltung der betreffenden Arten unter den natürlichen Lebensbedingungen notwendige Einrichtung. Die einen betrachten die Zufuhr stickstoffhaltiger Substanzen als ihren Hauptzweck, die anderen, besonders Stahl und sein Schüler G. Schmidt messen der durch die Insektivorie bedingten Zufuhr von Nährsalzen den größten Wert bei. Stahl hat darauf aufmerksam gemacht, daß die Insektivoren niemals Mykorrhiza haben, als deren Sinn er ja die erleichterte Nährsalzaufnahme betrachtet. Andererseits kommen sie fast stets auf nährsalzarmen torfigem Boden vor, der ihnen kaum die nötige Nährsalzmenge bieten dürfte. G. Schmidt hat dann diese Ideen weiter bearbeitet. Für Drosera rotundifolia kommt er zu dem Schluß, daß Wurzelsystem und Transpirationseinrichtungen nicht hinreichend ausgebildet sind, um der Pflanze an ihren natürlichen Standorten die genügende Menge Bodenstoffe zu übermitteln. Für Nepenthes dürften diese Verhältnisse kaum zutreffend sein. Erstens besitzt diese Gattung ein recht gut ausgebildstes Wurzelsystem, und wenn man auch keinesfalls von vorn herein aus der Zahl und Stärke der Wurzeln auf ihre Leistungsfähigkeit schließen darf, so ist doch hier nicht der mindeste Grund, diese Leistungsfähigkeit gering einzuschätzen. Die Transpirationsverhältnisse habe ich an abgeschnittenen Blättern im Vergleich zu denen einiger anderer Arten bestimmt. Es transpiriert unter denselben Verhältnissen:

Nepenthes (Blatt schwach ledrig)	1 qcm	in 4 St.	0,026 g
Aphelandra (Blatt schwach ledrig)	1 „	„ 4 „	0,022 g
Norantea (Blatt stark ledrig)	1 „	„ 4 „	0,020 g
Helianthus (Blatt zart)	1 „	„ 4 „	0,083 g
Cyrthantera (Blatt zart)	1 „	„ 4 „	0,120 g

Die Übersicht zeigt, daß die Transpiration von Nepenthes durchaus normal ist, soweit sich dies nach den an abgeschnittenen Blättern gewonnenen Ergebnissen beurteilen läßt.

Eine zweite Stütze der Stahlschen Anschauung sieht Schmidt in der bei allen Insektivoren zu beobachtenden primitiven Ausbildung des Assimilationsgewebes. Wenn freilich der Schluß von mangelndem Palisadenparenchym auf geringe spezifische Assimilationsenergie — denn diese ist doch das Maß der Assimilationskraft — recht gewagt ist, und wenn übrigens auch bei gut belichteten Blättern vieler Arten ein nicht schlecht ausgebildetes Palisadenparenchym nachweisbar ist[1]), so habe

1) Auch Solereder gibt für Nepenthes gracilis und Boschiana ein wenigschichtiges kurz- und breitgliedriges Palisadengewebe an.

ich mich doch durch einige Versuche mit der Jodmethode davon überzeugt, daß die CO_2-Assimilation von Nepenthes wohl nicht sehr kräftig ist.

Was den Standort betrifft, so ist Nepenthes zweifellos in der Hauptsache ein Bewohner feuchter schattiger Wälder. Es finden sich jedoch in der Literatur zahlreiche Angaben über ihr Vorkommen auf trockenem Sandboden (Nepenthes gracilis noch Korthals, Nepenthes melamphora nach Clautriau) und auf fruchtbarem vulkanischem Boden.

Nimmt man das über Transpiration, Assimilation und Standortsverhältnisse von Nepenthes Gesagte zusammen, so wird man darin keine ausgesprochene Stütze der Stahl'schen Auffassung, es aber wohl vereinbar mit ihr finden. Die besonders von Haberlandt hervorgehobene Beobachtung, daß in den Kannen sich oft recht wenige Insekten finden, erfährt durch die Beobachtungen Heinricher's an Nepenthes melamphora eine Einschränkung. Heinricher hat einerseits als Wolfsgruben funktionierende etiolierte Kannen mit sehr beträchtlichem Insektenfang gefunden, andererseits auf die außerordentlich starke Entwicklung der Kannen in der Gipfelregion der von Nepenthes bewohnten Bäume aufmerksam gemacht, wo zweifellos die Fangbedingungen ebenfalls sehr günstig sind. In unseren Gewächshäusern war der Fang stets sehr reichlich, so daß ältere Kannen meist eine etwa 1 cm hohe Schicht von ausgesaugten Chitinpanzern kleiner Kerbtiere, oft auch Spinnen und Fliegen enthielten. Soviel ist nach den bisherigen Versuchen über Fang, Verdauung und Stoffaufnahme gewiß: Die Insektivoren entnehmen den von ihnen gefangenen Insekten organische und anorganische, stickstoffhaltige und stickstoffreie Nahrung. Es ist ferner gewiß, daß im Kampfe ums Dasein jede auf dem Wege der Insektivorie gewonnene Nahrungsmenge den Pflanzen nützlich sein muß und ihnen einen Vorteil gewährt, genau so wie jedem im sozialen Kampf ums Dasein Stehendem jede Erwerbsquelle von Gütern, die er anderen gegenüber voraus hat, von Vorteil ist. Nicht fraglich sind also die Tatsachen der Insektivorie und der Nutzen der Insektivorie. Durchaus fraglich ist aber vorläufig, ob unter den natürlichen Lebensbedingungen die Insektivorie nur vorteilhaft oder notwendig ist für die dauernde Erhaltung der Art. Und fraglich ist ferner, ob der Vorteil oder die Notwendigkeit der Insektivorie unter den natürlichen Bedingungen auf der Zufuhr bestimmter Stoffe beruht oder nicht. Diese grundlegenden Fragen sind einzig und allein durch experimentelle Prüfung unter den natürlichen Lebensbedingungen zu lösen.

2. Versuche über Wasserausscheidung und Wasseraufnahme.

Im anatomischen Teil ist bereits der Bau der von Haberlandt als Hydathoden gedeuteten Drüsen geschildert worden. Die von Haberlandt noch offen gelassene Frage nach ihrer Funktion ist von mir endgültig in positivem Sinne entschieden worden. Es wurden wiederholt eine Anzahl Kannen über eine Woche in völlig dampfgesättigter Atmosphäre gehalten, was durch Überstülpen von mit nasser Watte verschlossenen Gläsern erreicht wurde. Eine Wasserausscheidung wurde auch an den allerjüngsten Kannen nicht beobachtet. Derselbe Versuch wurde mit den jüngsten entfalteten Blättern wiederholt. Über den Drüsen traten fast stets Tröpfchen auf. Faltet man die noch in der Knospenlage befindlichen Blätter der in feuchter Gewächshausluft stehenden Pflanzen auseinander, so kann man sie fast stets mit Feuchtigkeit bedeckt finden. Eine Untersuchung des Sekretes zeigte einen geringen Gehalt an Schleim und Salzen. Daß es sich aber nicht um hygroskopisch angezogenes Wasser handelt, bewies folgender Versuch. Einige mit ausgeschiedenem Wasser bedeckte Blätter wurden auf Objektträgern abgeklatscht. Nach völliger Verdunstung der Flüssigkeit brachte ich die Objektträger in eine feuchte Kammer. Sie blieben völlig trocken. Macfarlane gibt an, auf Grund von Experimenten zu der Annahme gekommen zu sein, daß diese Drüsen wasserabsorbierend wirken. Er gibt indessen, soweit ich sehe, keine nähere Beschreibung der Versuche und dürfte vermutlich lediglich das Wasserabsorptionsvermögen der Drüsen geprüft haben. Meine Beobachtungen an den noch unentfalteten Blättern zeigen deutlich, daß die Drüsen unter normalen Verhältnissen als wasserausscheidende Organe funktionieren. Daß sie unter Umständen z. B. bei Regenfall nach Trockenheit auch wasserabsorbierend wirken können, soll damit nicht bestritten werden, doch ist nach Haberlandt ihr Absorptionsvermögen nicht beträchtlich. Eine sehr auffällige, bereits von Haberlandt erwähnte Erscheinung ist, daß diese Hydathoden, wenigstens die Köpfchenzellen, sehr frühzeitig absterben und sich bräunen. Im allgemeinen ist die Funktionstüchtigkeit dann sicher sehr gering, wenngleich ich auch an bereits gebräunten Hydathoden Ausscheidung beobachten konnte. Es erscheint mir nicht unwahrscheinlich, daß die Hydathoden einen Funktionswechsel

Fig. 31. Randdrüsenbildung von Nep. comp. II. Stadium. Flächenansicht.

durchmachen und daß sie im gebräunten Zustande durch Ausdünstungen als insektenanlockende Drüsen funktionieren. Leider habe ich über diesen Punkt noch keine Untersuchungen anstellen können.

Im Anschluß an die Hydathodenversuche will ich noch einige Versuche anführen, die ich über die Wasserabsorptionsfähigkeit der Kanne angestellt habe. Bei zwei Blättern, ausgewachsen und etwa gleich groß, wurden die Kannen entleert, ausgewaschen und mit je 10 ccm H_2O (Leitungswasser) gefüllt, darauf die Kannen mit Watte verschlossen.

Blatt 1 wird in mit Wasser gefülltem Erlenmeyerkolben und unter Glasglocke gestellt.

Blatt 2 steht in leerem Erlenmeyerkolben.

Versuchsdauer vom 1. Mai 9 Uhr vorm. bis 2. Mai 9 Uhr vorm.

Blatt 1 enthält nach 24 Stunden 9 ccm H_2O.

Blatt 2 „ „ 24 „ 3,9 „ H_2O.

Andere Versuche ergaben ein entsprechendes Resultat. Die Kanne kann also zur Deckung von Transpirationsverlusten beträchtliche Wassermengen abgeben. Für natürliche Verhältnisse ist in Betracht zu ziehen, daß der Kanneninhalt nicht Wasser, sondern eine etwas schleimige Salzlösung ist. Soviel ich aus der Literatur ersehen kann, liegen nur alte Analysen von Völker über die Zusammensetzung der Flüssigkeit vor. Er fand 0,85 bis 0,92 % Trockenrückstand beim Eindampfen. Der aus noch ungeöffneten Kannen des Münchener botanischen Gartens gewonnene Saft enthielt nur 0,24 % Trockenrückstand, bestehend aus 0,13 % Mineralstoffen und 0,11 % organischen Substanzen. Bereits Sachs hat darauf hingewiesen, daß das Sekret viel konzentrierter ist als das der Hydathoden, die im Durchschnitt nach Pfeffer 0,001 bis 0,05 % feste Substanz beim Verdampfen hinterlassen. Ich habe mittels Gefrierpunktmessung des einer Anzahl noch ungeöffneter Kannen entnommenen Sekretes den osmotischen Druck des Saftes zu durchschnittlich 0,95 Atmosphären bestimmt. Selbst bei völliger Impermeabilität gegen alle Stoffe des Sekretes würde also schon eine Senkung um 1 Atmosphäre unter den maximalen Turgeszenzzustand genügen, um den Zellen der Kanneninnenwand die Möglichkeit der Wasseraufnahme aus der Kanne zu gewähren. Je konzentrierter die Lösung ist und wird, um so größer muß die Senkung unter dem Sättigungszustand sein. Da nach neueren Untersuchungen über die Permeabilität von Pflanzenzellen gegenüber Salzen eine wenigstens zeitweise Impermeabilität gegenüber der Salzlösung, die die Kannenwand ständig umspült, sehr wahrscheinlich ist, und überdies

aus der Tatsache, daß auch in von der vollen Turgeszenz entfernten Kannen sich noch dauernd Sekret findet, auf diese Impermeabilität wenigstens bis zu einem gewissen Grade geschlossen werden muß, so kommt der relativ hohen Konzentration des Kannensaftes vielleicht eine ökologische Bedeutung zu, nämlich die, daß sie das Austrocknen der Kanne erschweren soll. Andererseits wird auch in der Natur durch Regenfälle der Kannensaft oft sehr verdünnt sein, wie dies in den Gewächshauskannen infolge von Spritzwasser stets der Fall ist, und dann wird zweifellos in trockenen Zeiten die Kannenflüssigkeit für den Ersatz des durch Transpiration verlorenen Wassers von Bedeutung sein. Daß die Pflanze solche Wasserreserven braucht, darauf deutet ja auch das Vorhandensein der zahllosen Speichertracheiden.

3. Versuche über Stecklingsbildung und künstliche Erzeugung von Primärblättern.

Das Auftreten von Folgeblättern gegenüber den so abweichend gebauten Primärblättern legte die Frage nahe, ob man die Primärblätter nicht experimentell erzeugen könne. Wie Goebel erkannt, und wie er und seine Schüler nachgewiesen haben, stellen ja die Primärblätter Hemmungsbildungen dar. Deshalb kam es darauf an, Blätter unter schlechten Ernährungsverhältnissen zur Entwicklung zu bringen. Ich habe diese Absicht auf verschiedene Weise zu erreichen versucht. Zunächst wurde eine Anzahl von Pflanzen geköpft, dann die Pflanzen oberhalb, unterhalb oder oberhalb und unterhalb der Achselknospen geringelt, mehr oder weniger vollständig. Obwohl die Pflanzen durch Umbinden von feuchtem Sphagnum vor dem Vertrocknen geschützt waren, gelangte ich auf diese Weise nicht zum Ziele; denn die ersten austreibenden Blätter der Achselknospen entwickelten gar keine Kanne und Ranke, und wenn sie abgeschnitten wurden, um zu verhüten, daß die nun folgenden Blätter durch ihre Assimilate ernährt wurden, ging die Knospe ein. Ferner habe ich versucht, die mit einem Stück Holzkörper herausgeschnittenen Achselknospen als Stecklinge zu verwenden. Wenn nicht sehr viel Holz an den Achselknospen blieb, gingen die Stecklinge, die teils in Sphagnum oder Gemischen von Sphagnum und Osmunda, teils in verdünnten Nährlösungen gezogen wurden, ein. Es gelang einige zur Ausbildung der Blätter und zur Wurzelbildung zu bringen, die übrigens erst eintrat, nachdem die ausgetriebenen Blätter schon ziemlich groß waren. Sie entsprachen aber meinen Erwartungen wenig, insofern, als lediglich eine Reduktion der Ranke eintrat und damit eine recht unbedeutende Annäherung an die

Primärform. Dasselbe Resultat erhielt ich, wenn ich unterhalb der Achselknospe — das Tragblatt wurde bei allen geschilderten Versuchen entfernt — einen Tangentialschnitt anbrachte und nun den ganzen Sproß in Sphagnum legte. Hier trat zwar in der Regel leicht Bewurzelung ein, indes habe ich, wenn nun die Trennung vom Sproß vorgenommen wurde, aus diesen Stecklingen niemals Primärblätter erhalten. Alle diese Versuche wurden mit Nepenthes mixta und compacta ausgeführt. Bessere Erfolge hatten Versuche mit Nepenthes ampullaria. Diese Art bildet recht verschiedene Blattformen: Zunächst die ausführlich beschriebenen Primärblätter, dann an Kurztrieben Rosetten von Kannen, die entweder nur ein Flagellum oder Flagellum und kleine Spreite aufweisen, ferner an Langtrieben Blätter, deren Spreite bedeutend größer ist als bei den Kurztrieben, und die entweder an mehrere Zentimeter langen Ranken Kannen tragen oder an nur einigen Millimeter langen Ranken verkümmerte Kannen zeigen. Setzt man nun Stecklinge von Langtrieben mit Achselknospen, so zeigen die austreibenden Achselknospen stets rosettenförmige Anordnung der Blätter, die an kaum angedeuteter Ranke meist verkümmerte Kannen zeigen. Es tritt also hier eine deutliche Annäherung an die Verhältnisse der Keimpflanze auf, die sich sowohl in der Blattstellung als in dem beinahe völligen Verlust der Ranke dokumentiert. Aber in einzelnen Fällen geht die Reduktion noch weiter. So habe ich ein Blatt erhalten (Fig. 32), das vollkommen einem Primärblatt glich, indem auch hier die Kanne gleichsam der Blattspreite auf ihrer Unterseite angewachsen war, so daß also auf der Oberseite die Blattränder vollkommen kontinuierlich auf die Kannenoberfläche traten. Auch saß der Deckel mit breitem Ansatz an wie bei den Primärblättern. Doch war die Spreite sowohl absolut wie relativ zur Kannengröße nicht unbeträchtlich größer als bei den Primärblättern. Ferner traten an den Ampullariastecklingen oft linealische Blätter auf, die nur an ihrer Spitze eine Einbuchtung ihrer Oberfläche zeigten, der dann auf der Unterseite ein mit Tentakeln besetzter Vorsprung entsprach. Wenn ich auch aus Mangel an Material die Versuche mit Nepenthes ampullaria nicht in größerer Zahl vornehmen konnte, so zeigen doch

Fig. 32. Experimentell erzeugtes Primärblatt von Nep. ampullaria.

die angeführten Resultate, daß auch bei Nepenthaceen die Primärblätter als Hemmungsbildungen aufzufassen sind und daß es möglich ist, durch Stecklinge Primärblätter experimentell hervorzurufen.

4. Reizphysiologisches, besonders über den Geotropismus und die Dorsiventralität der Kanne.

Die Fähigkeit der Insektivorie hat bis jetzt das Interesse derjenigen Untersucher, die mit physiologischer Fragestellung an die Untersuchung von Nepenthaceen gingen, so in Anspruch genommen, daß über die Reizphysiologie von Nepenthaceen fast noch nichts bekannt ist, obwohl die eigenartige Entwicklungsgeschichte des Blattes auf eigenartige Reizbarkeitsverhältnisse hinweisen mußte.

Zuerst hat Goebel vermutet, daß die Aufkrümmung der heranwachsenden Kanne eine an der Grenze von Kanne und Ranke stattfindende geotropische sei. Auf Grund zweier Versuche scheint auch Solms diese Ansicht sehr wahrscheinlich. Er legte eine Kanne horizontal mit den Flanken oben und unten, eine andere, die noch nicht ganz ihre Aufkrümmung vollendet hatte, stellte er invers. Im ersten Falle beobachtete er Aufwärtskrümmung der Kanne unter Deformation derselben, im zweiten Falle entwickelte sich unter Entwicklungsstörungen die Kanne in der inversen Lage weiter. Indessen wurden — nach Solms eigener Angabe — diese Versuche mit Kannen angestellt, die bereits zu alt und ausgewachsen waren, um eindeutige Resultate zu geben.

Ich hatte nun Gelegenheit, nicht nur den Verlauf der Entwicklung und der Wachstumsbewegungen während zweier Jahre an mehreren tausend Kannen zu verfolgen, sondern ich habe auch mit vielen hunderten von Kannen Experimente anstellen können, und zwar habe ich hauptsächlich mit Nepenthes compacta, in einigen Fällen mit Nepenthes mixta, experimentiert. Alle Angaben gelten zunächst nur für Nepenthes compacta, da die Verhältnisse nicht bei allen Arten gleich sind. Wie schon im morphologischen Teil erwähnt, krümmt sich die Ranke, die zunächst in einer Geraden mit der Mittelrippe der Spreite liegt, unter starker Streckung bei der Blattentfaltung nach unten. Es war also zu untersuchen, ob diese Krümmung auf Geotropismus, Epinastie oder der mechanischen Schwerewirkung der Kanne bzw. der Ranke selbst beruhe, oder ob zwei oder drei Faktoren bei der Krümmung mitwirken. Zu diesem Zwecke wurden zwei Pflanzen an der horizontalen Achse des Klinostaten rotiert. Schon nach ein- bis zweitägiger Rotation hatten sich die jungen gekrümmten Ranken

vollkommen gerade gestreckt und in die Verlängerung der Mittelrippe der Lamina gestellt. Und in dieser Richtung wuchsen sie auch weiter. Natürlich mußten sie, um eine geotropische Reizung durch Lageveränderung während der Rotation zu vermeiden, befestigt werden. Bei ganz jungen Ranken genügte es, wenn man die Stelle, wo Ranke und Blatt aneinander stießen, mit Bindfaden an einen in den Topf gesteckten Bambusstab anband, so daß also die Ranke völlige Krümmungsfreiheit besaß. Bei längeren Ranken wurde noch etwa 3 cm höher ein Knoten um Ranke und Stab geschlungen, jedoch behielt auch hier das Rankenende völlige Freiheit und auch ein Krümmungsbestreben in dem locker angebundenen Teil hätte sich sofort bemerkbar gemacht.

Um die eventuelle mechanische Wirkung des Gewichtes von Ranke und Kanne zu prüfen, wurden Ranken horizontal gelegt und durch Auflegen auf Bambusstäbe unterstützt. Stets trat Abwärtskrümmung ein. Dasselbe Resultat erhielt ich, als ich an der Grenze von Kanne und Ranke einen Bindfaden befestigte, an dessen anderem Ende ein kleiner das Gewicht von Ranke und Kanne äquilibrierender Stein angebunden war, und den Faden über einen über dem Blatt befindlichen Draht führte. Daraus geht hervor, daß die Krümmung auch keine Lastkrümmung ist. Also muß sie geotropisch sein.

Fig. 33. Schema zur Erläuterung der Versuchsanordnung.

Die Ranke ist also zunächst rektipetal und positiv geotropisch. Es fragt sich, ob sie dies auch während der ganzen Blattentwicklung bleibt. Für die Rektipetalität ergibt sich dies mit großer Wahrscheinlichkeit daraus, daß, abgesehen von der einen positiv geotropischen Krümmung, die Ranke völlig gerade ist und bleibt. Zur Untersuchung des geotropischen Verhaltens der Ranke in späteren Entwicklungsstadien ist eine genauere Kenntnis des Reaktionsvermögens von Ranke und Kanne in diesen Stadien nötig, und diese Kenntnis suchte ich mir durch eine Anzahl systematisch durchgeführter Versuchsreihen zu verschaffen. Zum Verständnis der Versuche muß ich einiges vorausschicken. Untersucht wurden fünf verschiedene Stadien, wie aus dem Schema Fig. 33 ersichtlich, Stadien, die, wie im morphologischen Teil beschrieben, das Blatt im Laufe seiner Entwicklung durchläuft: Stadium $-90,0$, $+90$ und die dazwischen liegenden „Kanne schräg nach unten“ und „Kanne schräg nach oben“. Jedes einzelne dieser

Stadien habe ich in vier Lagen untersucht und zwar so, daß in jedem dieser Stadien die Kanne 1. vertikal, 2. horizontal, 3. schräg nach oben, 4. schräg nach unten lag. Dadurch ergeben sich 20 verschiedene Fälle. Aber in diesen 20 Fällen ist die Lage noch nicht eindeutig bestimmt. Da die Kanne ein dorsiventrales Gebilde ist, so kann noch unterschieden werden, ob die Alae nach oben oder nach unten, die Kanne also auf dem Rücken oder Bauch liegt oder ob sie auf einer Flanke liegt, und ferner war zu untersuchen, wie in jedem Falle die Reaktion ausfällt, wenn Ranke und Kanne, nur die Ranke oder nur die Kanne Bewegungsfreiheit haben. Auf diese Weise ergaben sich, wie aus den Tabellen (pag. 277—280) ersichtlich, 168 Versuchsanordnungen. Aber selbst die angeführten Versuche reichen noch nicht dazu aus, ein vollkommenes Bild der Reaktionen von Kanne und Ranke zu geben. Vergegenwärtigt man sich das im morphologischen Teil über den Kannendimorphismus Gesagte, daß man nämlich unterscheiden muß zwischen Kannen, deren Alae der Ranke zugewandt, abgewandt sind und solchen, die sich mit der Flanke aufkrümmen, so sieht man, daß eigentlich noch jede dieser drei Blattformen in jedem Falle hätte untersucht werden müssen. Schematisch durchgeführt habe ich aber die Untersuchung nur bei den Ascidia radicalia. Bei den Ascidia intermedia und caulina habe ich davon absehen können, da nach den an den Ascidia radicalia gewonnenen Ergebnissen zur Klarlegung der Verhältnisse bei den anderen Formen eine geringere Anzahl von Versuchen genügte. Die Tabellen beziehen sich also auf die Ascidia radicalia. Fast jede Versuchsanordnung ist in mehreren Fällen untersucht worden und dabei hat sich ergeben, daß oft bei ein und derselben Lage und Stadium — dasselbe Stadium zum mindesten soweit als das Entwicklungsstadium äußerlich am Grad der Kannenaufkrümmung erkennbar ist — zwei bis drei verschiedene Reaktionsmöglichkeiten vorhanden sind. Dies liegt einerseits daran, daß individuelle Verschiedenheiten in der Reaktionsfähigkeit vorhanden sind, zum Teil aber daran, daß eben der Aufkrümmungswinkel kein sicheres Kriterium für den Entwicklungsgrad abgibt. Das kann man oft schon äußerlich erkennen. So ist die Krümmungsfähigkeit der Ranke verschieden, sie nimmt mit dem Alter ab und erlischt schließlich. Bei einiger Vertrautheit mit der Pflanze kann man sie nach der Dicke und Härte der Ranke abschätzen und findet dann, daß z. B. bei manchen Blättern im Stadium zwischen 0^{0} und $+90^{0}$ die Ranke noch sehr reaktions-, bei anderen schon sehr wenig reaktionsfähig ist. Auf diese Verhältnisse komme ich noch bei der Diskussion der Versuchsergebnisse zurück. Zunächst noch einige Bemerkungen zur Versuchsmethodik.

Die Blätter wurden im allgemeinen dadurch in die richtige Lage gebracht, daß um das an die Spreite stoßende Ende der Ranke ein grober Bindfaden geknüpft wurde, der seinerseits an einen Draht oder einen passend angebrachten Holz- oder Bambusstab geknotet wurde. Der dicke rauhe Bindfaden hat eine sehr beträchtliche Reibung, so daß er auch ganz fest an der Ranke hält, wenn man den Knoten nicht stramm zusammenzieht. Tut man nämlich letzteres, so treten oft durch Quetschungen Verwundungen auf, die zum Absterben. zum wenigsten aber zur Aufhebung der Reaktionsfähigkeit und des Weiterwachstums führen. Wenn nur die Kanne beweglich sein sollte, wurde die Ranke wenigstens stellenweise eingegipst. Die Eingipsmethode hat allerdings gewisse Fehler. Das Durchbrechen des Gipsverbandes läßt sich bei den in vollem Wachstum begriffenen jungen Ranken und Kannen oft nicht vermeiden; denn wählt man den Gipsverband sehr stark, so wird oft das wachsende Organ durch den von ihm selbst hervorgebrachten Druck erdrosselt. Bessere Resultate erhielt ich mit Anbinden der Ranke an einen dünnen Holzstab von der Länge der Ranke, indem an beiden Enden der Ranke, eventuell auch an einigen Stellen dazwischen Bindfaden um Ranke und Stab gesponnen und verknotet wurde. Schädlich wirkte ein völliges Einspinnen der Ranke mit Zwirn; man sieht dann nach Entfernung des Zwirns deutlich eine Reihe brauner Streifen auf der Ranke, woraus sich ohne weiteres ergibt, daß Störungen auch in den Reizkrümmungen auftreten. Bei entsprechender Berücksichtigung der besprochenen Fehlerquellen reichen indessen die angegebenen Methoden völlig dazu aus, um widerspruchsfreie und jederzeit reproduzierbare Versuchsresultate zu erhalten.

Sollte nur die Ranke reaktionsfähig sein, so versuchte ich dies in analoger Weise wie bei der Kanne durch Eingipsen der Kanne oder der Kannenbasis zu erreichen. Wenn es auch in einzelnen Fällen gelang, Ergebnisse zu erzielen, so erwiesen sich hier doch die Störungen durch Absterben oder Durchbrechen des Gipsverbandes als so beträchtlich, daß auf diesem Wege in vielen Fällen eindeutige Versuchsergebnisse nicht gewonnen werden konnten, z. B. ein Ergebnis darüber, ob geotropische Reizleitung von Kanne zu Ranke stattfindet oder nicht. Weiter unten wird hierfür eine andere Methode angegeben.

Der Diskussion der Versuchsresultate möchte ich vorausschicken, daß es sich bei diesen Reaktionen nicht um phototropische oder photonastische handelt, da sie, wie die unmittelbare Beobachtung im Gewächshaus lehrt, keinerlei Beziehung zur Lichtrichtung zeigen und wie ich durch Einstellen von Pflanzen in Kästen aus schwarzer Pappe fest-

stellte, im Dunkeln genau ebenso verlaufen wie im Hellen. Damit ist natürlich keineswegs behauptet, daß die Kannen in keinem Falle phototropisch empfindlich seien oder photonastisch reagieren könnten. Während bei einigen Arten freilich ein eventuell vorhandener Phototropismus nach meinen Beobachtungen äußerst gering sein müßte, z. B. bei der von mir hauptsächlich zu den Versuchen verwandten Nepenthes compacta, könnte vielleicht bei anderen Arten in gewissen Entwicklungsstadien ein merklicher Phototropismus vorhanden sein. Ich konnte bis jetzt erst wenige Versuche in dieser Richtung anstellen, indem ich junge Kannen von Arten, die nach Gewächshausbeobachtungen einen gewissen Phototropismus zu besitzen schienen, in schwarze Pappzylinder mit einem schmalen Spalt stellte und untersuchte, ob eine Krümmung nach oder vom Spalt oder senkrecht vom Spalt eintrat. Die bis jetzt angestellten Versuche fielen negativ aus, doch ist eine ausführliche Prüfung der Frage erforderlich.

Aus meinen Versuchen geht nun folgendes hervor: Wird Kanne und Ranke in irgendeinem Stadium der Entwicklung in eine andere als die normale Lage zur Schwerkraft gebracht, so biegt sich die Ranke senkrecht nach unten, d. h. in die normale Lage und führt dadurch auch die Kanne in diese, vorausgesetzt, daß Kanne und Ranke oder wenigstens Ranke in ihrer Reaktionsfähigkeit nicht künstlich gehemmt werden (z. B. Versuch 1, 16, 25, 34, 37, 61, 70, 133). Daraus folgt, daß die Ranke in allen Entwicklungsstadien positiv geotropische Reaktionen ausführen kann. Da diese Reaktionen gleichgerichtet und gleich ausfallen, welche Seite der Ranke auch nach oben zu liegen kommt, so ergibt sich mit großer Wahrscheinlichkeit, daß die Ranke geotropisch radiär reagiert. Unentschieden bleibt zunächst noch, ob die Krümmung kraft eigenem Geotropismus oder infolge von Reizleitung von der Kanne aus ausgeführt wird. Die Reaktionsfähigkeit der Ranke erlischt etwas früher als die der Kanne. Legt man also z. B. bereits völlig aufgekrümmte und entwickelte Kannen horizontal, so biegt sich die Ranke, falls noch reaktionsfähig nach unten, falls nicht mehr reaktionsfähig, sucht sich die Kanne aufzukrümmen. Diese Aufkrümmung beginnt im allgemeinen etwa in der Mitte der Kanne und schreitet nach der Basis fort (s. Fig. 34, Versuch 24). Daraus geht hervor, daß die Kanne negativ geotropisch ist, wenigstens im ausgewachsenen Zustande (vgl. Versuch 34, 102, s. Fig.). Versuche mit Kannen früherer Entwicklungsstadien, bei denen eine Rankenkrümmung verhindert wurde, ergeben ebenfalls negativ geotropische Krümmung. Aber allzuviel läßt sich aus diesen Versuchen nicht entnehmen, da die Reaktionszeit lang

Zu Vers. 24.

Zu Vers. 18.

Zu Vers. 63.

Zu Vers. 102.

Zu Vers. 43.

Zu Vers. 61.

Zu Vers. 61.

Zu Vers. 105. Zu Vers. 141. Zu Vers. 73.

Fig. 34. Schematische Figuren zu den geotropischen Versuchen.

ist, wenige Tage bis wochenlang, und inzwischen in der sich weiter entwickelnden Kanne Umstimmungen vor sich gegangen sein können, so daß man kein sicheres Bild von der geotropischen Reizbarkeit in dem Stadium erhält, in dem die Ablenkung aus der Ruhelage vorgenommen wurde. Nur soviel läßt sich sagen, daß die Kanne erst ein gewisses, nach äußerlichen Merkmalen bis jezt nicht zu präzisierendes Entwicklungsstadium erreicht haben muß, um sich selbst geotropisch krümmen zu können und daß das Endresultat einer jeden Krümmung die normale Vertikalstellung oder eine auf die normale Vertikalstellung der Kanne hingerichtete Krümmung ist. Daher läßt sich auch nicht ohne weiteres entscheiden, welche geotropische Sensibilität die Kanne in dem Stadium hat, in dem sie vertikal nach unten sieht und noch in einer Richtung mit der Geraden ist.

Ist die Kanne aufgekrümmt und der Ranke parallel, so liegt zwischen Ranke und Kanne ein kleines mehr oder weniger horizontales Stück, das ich kurz als „Zwischenstück" bezeichne. Das Zwischenstück ist weder morphologisch noch physiologisch scharf charakterisiert. Als Charakteristikum der Kanne muß man Ausgehöltsein und Dorsiventralität ansprechen. Während nun, wenn die Kanne erst bis zur Horizontalen aufgekrümmt ist, bei Nepenthes compacta ein nicht ausgehöhltes Gewebestück hinter der Kanne horizontal liegt, wird dieses horizontal liegende Stück im Laufe der Weiterentwicklung ausgehöhlt. Und diese Verhältnisse variieren nun noch bei ein und derselben Pflanze und bei den einzelnen Varietäten und Arten. So ist z. B. bei Nepenthes mixta, wenn die Kanne entwickelt ist, nicht aber in den ersten Stadien der Aufkrümmung nicht nur das horizontale Stück, sondern auch der untere Teil der Ranke hohl. Da aber andererseits die typische Ranke nicht ausgehöhlt ist, so wird man das „Zwischenstück" weder als zur Ranke, noch also zur Kanne gehörig bezeichnen dürfen. Auch als horizontal kann man es im strengsten Sinne nicht bezeichnen, da ja Ranke und Kanne nicht durch ein zu beiden genau rechtwinkliges, sondern durch ein mehr oder weniger abgeplattet halbkreisförmiges Stück verbunden sind.

Die Bildung des Zwischenstückes kann nun auf vier Ursachen beruhen: I. auf Hyponastie, II. auf Geotropismus, III. auf dem Zusammenwirken von Hyponastie und Geotropismus, IV. auf dem Zusammenwirken von Epinastie und Geotropismus, V. auf dem Zusammenwirken von Geotropismus, Hyponastie und Epinastie und außerdem könnte das Verhalten in verschiedenen Entwicklungsstadien ein verschiedenes sein. Zur völligen Entscheidung über die Realisiertheit dieser Möglichkeiten

ist es nötig, eine etwa vorhandene Hyponastie oder Epinastie rein, d. h. ohne Verbindung mit geotropischer Reaktion zum Ausdruck zu bringen. Dies kann nach der von Kniep bei Lophospermum angewandten Methode geschehen. Doch habe ich diese Versuche noch nicht ausgeführt, da ich anfangs glaubte, mit dem de Vries'schen Flankenstellungsversuch analogen Versuchen (Versuch 3, 12, 21, 30, 39) zum Ziele zu kommen. Doch bin ich auf diese Weise zu keinen entscheidenden Resultaten gekommen, aus Gründen, auf die ich in dieser Arbeit nicht näher eingehe. Wie aber auch die nastischen Verhältnisse liegen mögen, soviel ist sicher, daß während der ganzen Aufkrümmung der Kanne und demgemäß bei der Bildung des Zwischenstückes Geotropismus wirkt, und zwar ausschlaggebend wirkt, so daß seiner Wirkung gegenüber möglicherweise vorhandene Nastien nicht ins Gewicht fallen. Dies beweisen folgende Versuche:

1. Ein Ascidium caulinum, zwischen —90° und 0° aufgekrümmt, etwa —15°, wird vertikal mit der Mündung nach oben gestellt. Die Ranke wird am Herabbiegen gehindert. Der Winkel zwischen Kanne und Ranke erweitert sich durch stärkeres Wachstum der Oberseite am Aufkrümmungsort und dadurch biegt sich die Kanne in eine Lage bis etwa 25° über der Horizontalen (also zwischen 0° und +90°) zurück.

2. Ein Ascidium caulinum, etwas über die Horizontale aufgekrümmt, wird vertikal mit der Mündung nach oben gestellt, die Ranke am Niederbiegen verhindert. Kanne biegt sich in 2 Tagen um etwa 45° durch Erweiterung des Winkels zwischen Kanne und Ranke zurück (4.—6. Juli 1915).

3. Ein Ascidium caulinum, zwischen 0° und +90° aufgekrümmt, etwa +45°, wird vertikal gestellt, die Ranke am Niederbiegen verhindert. Innerhalb von 24 Stunden hat sich der Winkel zwischen Kanne und Ranke um 45° erweitert.

4. Ein Ascidium radicale, zwischen 0° und +90° aufgekrümmt, etwa +45°, wird vertikal gestellt, die Ranke am Niederbiegen verhindert. Nach 2 Tagen beträgt infolge stärkeren Wachstums der Oberseite der Krümmungsseite, der Winkel zwischen Kanne und Ranke etwa 90° (6.—8. Mai 1915).

5. Ein Ascidium radicale, zwischen 0° und +90° aufgekrümmt, etwa +35°, wird vertikal gestellt; Ranke bleibt beweglich. Nach 2 Tagen hat sich das Rankenende vertikal nach unten gebogen und der Winkel zwischen Kanne und Ranke auf 90° erweitert.

6. Ein Ascidium radicale, zwischen 0° und +90° aufgekrümmt, etwa +65° vertikal gestellt, Ranke nicht beweglich. Die Kanne biegt

sich zurück, ohne die ursprüngliche Lage zum Erdradius zu erreichen. Nun wird die Kanne wiederum vertikal gestellt, sie biegt sich abermals zurück; Kanne wieder vertikal u. s. f., bis die Kanne einen großen stumpfen Winkel mit der Ranke bildet und in diesem Stadium den Deckel öffnet.

In allen Versuchen tritt natürlich nach der Rückkrümmung wieder die normale Krümmung ein.

Ich habe hier nur einige aus einer großen Anzahl von Versuchen herausgegriffen, die unter ganz entsprechenden Bedingungen angestellt wurden und deren Anführung nichts Neues ergeben würde. Weitere Beispiele findet man auch in der Tabelle (Versuch 133, 136, 139, 160).

Allen diesen Versuchen ist gemeinsam, daß die Kanne aus der ihrem augenblicklichen Entwicklungsstadium entsprechenden Lage zum Erdradius hinausgenommen und in eine einem späteren Entwicklungsstadium entsprechende — höhere, in bezug auf die Gradeinteilung von — 90° bis + 90° — Lage zum Erdradius gebracht wird. Und zwar ist in den angeführten Versuchen die höchste Lage, die Vertikallage, gewählt, nicht deshalb, weil allein in ihr der typische Effekt dieser Verschiebung, die Rückkrümmung, eintritt, sondern, weil sie in ihr am besten eintritt, und weil bei den bereits ziemlich weit, über + 45°, aufgekrümmten Kannen, wenn man sie in eine tiefere Lage als die Vertikale, z. B. + 80°, bringt, die Rückkrümmung nicht deutlich zu erkennen ist, da in diesem Falle die Differenz der Lagen zu gering ist. Wird umgekehrt die Kanne in eine Lage gebracht, die tiefer ist als die, die sie in ihrer normalen Lage innehatte, so verkleinert sich durch stärkeres Wachstum der Unterseite der Aufkrümmungszone der Winkel zwischen Kanne und Ranke (Versuch 88).

Aus all diesen Versuchen folgt, daß der Aufkrümmungsprozeß geotropisch bedingt ist; denn in diesen Versuchen ändert sich ja nur die Lage zum Erdradius und die Reaktion, die ebenfalls in einer Änderung der Lage der Kanne zum Erdradius besteht, muß auf der Wirkung dieser Veränderung beruhen. Es folgt, daß die geotropische Reaktion eine etwa vorhandene Hyponastie überwinden kann; denn in den verschiedensten Stadien tritt eine der eventuellen hypnostatischen Krümmung entgegengesetzte Krümmung auf. Und es folgt, daß die Aufkrümmung der Kanne keine einfache negativ geotropische sein kann, etwa wie die eines invers gestellten negativ geotropischen Blütenstieles; denn sonst dürfte keine Rückkrümmung aus der Vertikalen stattfinden. Die angeführten Versuche reichen zur Begründung dieser Folgerungen vollkommen aus. Doch ist noch ein extensiveres Studium der Rückkrümmungsreaktion nötig. So habe ich bis jetzt noch keine Rück-

krümmung unter die Horizontale erreicht und keine Rückkrümmung von in die Vertikale gestellten Kannen, die gerade bis zur Horizontalen aufgekrümmt waren. Es wäre zwecklos hier auf die Deutung von Erscheinungen einzugehen, die experimentell noch nicht genügend sicher gestellt sind. Eine genaue Determinierung des Aufkrümmungsprozesses ist jedoch mit den erhaltenen Resultaten noch lange nicht gegeben. Da das Fehlen einer Epinastie nicht bewiesen ist, so könnte die Aufkrümmung eine einen entgegenwirkenden epinastischen Prozeß überwindende geotropische sein. Wenn aber auch im normalen Aufkrümmungsprozeß der Geotropismus eine möglicherweise vorhandene Epinastie überwindet, so braucht dies nicht ohne weiteres unter veränderten Verhältnissen der Fall zu sein. Wir wissen nicht — Fitting, Czapek und Kniep haben darauf hingewiesen — ob die geotropischen Empfindungen und Reaktionen in verschiedenen Lagen zum Erdradius nur quantitative oder auch qualitative Unterschiede aufweisen. Wir wissen ferner nichts über die eventuelle Verknüpfung von Geotropismus und Epinastie. Deshalb ist es von vornherein möglich, daß die Zurückkrümmung der Kanne darauf beruht, daß, wenn sie plötzlich in eine andere Lage zur Schwerkraft gebracht wird, die durch Zusammenwirken von Epinastie und Geotropismus zustandekommende Resultante sich ändert und daß durch diese Veränderung der Resultante die Rückkrümmung bedingt wird. Die prinzipielle Möglichkeit eines derartigen Verhaltens, die bereits Kniep erörtert hat, läßt sich nicht bestreiten. Indessen ist es höchst unwahrscheinlich, daß die Verhältnisse im vorliegenden Falle so liegen, zumal wenn man die außerordentlich beträchtliche Erweiterung, die der Winkel zwischen Kanne und Ranke erfahren kann, in Betracht zieht (s. Fig. 35 zu Versuch 78; vgl. Versuch 6, pag. 50). Viel wahrscheinlicher ist, daß auch ohne Vorhandensein einer Epinastie die Rückkrümmung der Kanne in den angeführten Versuchen eintreten würde. Solange diese Vorfrage aber nicht entschieden ist, muß auch unentschieden bleiben, ob bei Rückkrümmung bzw. Aufkrümmung der Kanne eigener Geotropismus des Zwischenstückes oder Reizleitung von Kanne und Ranke oder beides wirkt, und es muß unentschieden bleiben, ob Zwischenstück und Kanne während der Entwicklung eine bestimmte geotropische Ruhelage haben oder zeitweise oder andauernd Umstimmungen erfahren.

Ich gehe nun zu der Frage über, ob die Herabkrümmung der Ranke in den erwähnten Versuchen auf Reizleitung oder eigenem Geotropismus beruht. Zur Entscheidung dieser Frage dienen folgende Versuche, die in zahlreichen Fällen mit gleichem Ergebnis angestellt

wurden. Zwischen Ranke und die in beliebigem Aufkrümmungsstadium befindliche Kanne ist eine passend zurechtgeschnittene etwa 2 mm dicke Korkplatte gelegt und mit Zwirn so befestigt, daß der Faden um Kork und Aufkrümmungszone verläuft. Bisweilen wurde auch außerdem der Kork dort, wo er an Kanne und Ranke stieß, mit Plastilin angeklebt. Besonders achtete ich darauf, daß die an die Ranke grenzende Korkseite niedrig war und demnach nur ein sehr kleines basales Rankenstück an der Krümmung verhindert wurde. Sucht sich nun die Kanne weiter aufzukrümmen, so wird sie durch den schwer komprimierbaren Kork daran verhindert. Da sie sich aber vollkommen normal weiter entwickeln kann und entwickelt, bleibt sie dadurch notwendigerweise in einer von der geotropischen Gleichgewichtslage entfernten Lage. Fände Reizleitung statt, so müßte sich die Ranke nach

Zu Vers. 78.
Fig. 35. Schematische Figuren zu den geotropischen Versuchen.

aufwärts biegen und dadurch die Kanne in die normale Stellung bringen. Dies geschieht indessen nicht. Wählt man die Korkplatte an der Kannenseite etwa so lang, wie die Kanne während der Entwicklung wird, so entwickelt und öffnet sich die Kanne in der Lage, die sie zu Beginn des Versuches einnahm. Wählt man sie hinreichend kürzer, so biegt sich die Kanne dort, wo sie die Korkplatte nicht mehr hindert, vertikal nach oben. Daß das Ausbleiben der Aufbiegung der Ranke nicht deshalb unterbleibt, weil die Ranke nicht imstande ist, die dazu erforderliche Arbeit für die Hebung der Kanne zu leisten, geht aus zahlreichen anderen Versuchen hervor (s. Fig. 34 zu Versuch 43, 61), in denen die Ranke mindestens ebenso beträchtliche Hebungsarbeit leistet. Also beruht die geotropische Herabkrümmung der Ranke, wenn Ranke und Kanne aus ihrer normalen Lage entfernt

25.4

18.5

23.5

Zu Vers. 121.

Zu Vers. 6.

Zu Vers. 76.

Zu Vers. 76.

Zu Vers. 76.

Zu Vers. 73.

Zu Vers. 166.

Zu Vers. 16.

Zu Vers. 22.

Fig. 36. Schematische Figuren zu den geotropischen Versuchen.

werden, auf ihrer eigenen Geoperzeption. Wenn auch in den geschilderten Versuchen keinerlei Reizleitung wahrgenommen werden konnte, so scheinen mir doch einige andere Versuchsergebnisse dafür zu sprechen, daß in gewissen Fällen eine solche stattfinden kann, nämlich die, in denen Rankentorsionen eintreten, um die Kanne in ihre dorsiventrale Ruhelage zu überführen. Die Kanne ist nämlich physiologisch dorsiventral, also am Ende ihrer Entwicklung eines der nicht eben häufigen orthotropen physiologisch dorsiventralen Gebilde. Diese Dorsiventralität geht zweifellos aus einer Reihe von Versuchen hervor, z. B. Versuch 21: Ranke und Kanne parallel, Kanne auf eine Flanke gelegt, so daß die Alae horizontal, nur Kanne beweglich. Wäre die morphologisch dorsiventrale Kanne physiologisch radiär, so müßte sich die Kanne einfach geotropisch aufbiegen. Der Versuch zeigt, daß die Kanne sich durch stärkeres Wachstum der Oberseite an der Kannenbasis um 90° dreht, so daß die Alae nach oben zu liegen kommen und sich gleichzeitig geotropisch aufkrümmt. Die Drehung ist je nach der Reaktionsfähigkeit der Kanne mehr oder weniger vollständig (vgl. Versuch 12, 30, 39). In analoger Weise tritt eine Drehung der Kanne stets auf, wenn die Kanne außer einer Abweichung von der geotropischen Ruhelage eine Abweichung von der dorsiventralen Ruhelage aufweist, sofern die Abweichung eine die Reizschwelle überschreitende Erregung hervorruft. Befindet sich die Kanne in der labialen dorsiventralen Ruhelage, so beobachtet man in der Regel keine Torsion, so daß es scheinbar gleichgültig ist, ob die Kanne auf dem Rücken oder auf dem Bauch liegt (z. B. Versuch 18, 105, 141, s. Fig.). Die Aufkrümmungsreaktion wird jedoch meist stark verzögert, die Entwicklung geht aber weiter. Daher ist oft ein Stehenbleiben in der betreffenden Lage zu beobachten. Man vergleiche den eingangs der reizphysiologischen Betrachtungen zitierten Versuch von Solms. Eine nahezu aufgekrümmte Kanne wurde invers gestellt und entwickelte sich in dieser Lage „nicht ohne mancherlei Entwicklungsstörungen“. Diese „mancherlei Entwicklungsstörungen“ sind Deformationen und Torsionserscheinungen, die die noch wachsende Kanne infolge ihrer Dorsiventralität und infolge ihres Bestrebens, aus der labilen in die stabile Ruhelage überzugehen, erleidet. Tritt aber eine geotropische Aufkrümmung ein, so geschieht dies oft erst dann, wenn die Kanne in der betreffenden Anfangslage zu einem Stadium sich entwickelt hat, das im Laufe der normalen Entwicklung erst in einer der geotropischen Ruhelage viel näheren Lage sich findet. Im allgemeinen tritt die geotropische Reaktion schneller ein als die dorsiventrale Reaktion. Deshalb ist letztere auch oft nicht

zu bemerken, wenn z. B. die Kanne auf der Flanke schräg nach oben liegt. Denn die Abweichung von der dorsiventralen Ruhelage variiert in unserem Falle nach zwei Richtungen, 1. je nach dem Winkel, um den die Medianebene der Kanne aus derjenigen Lage herausgedreht ist, in der die Alae oben liegen, also je nachdem, ob die Kanne mehr oder weniger auf Rücken oder Bauch liegt, 2. je nach dem Grade der Ablenkung von der normalen geotropischen Ruhelage, der Vertikalen. Dies beruht darauf, daß die Dorsiventralität sich in dieser Lage überhaupt nicht mehr bemerkbar macht, da es ja in ihr ein oben und unten von Alae- und Gegenseite nicht gibt. Je mehr sich also die Kanne dieser Lage nähert, um so geringer wird ihre Abweichung von der dorsiventralen Ruhelage. Da nun infolge des schnelleren Einsetzens der geotropischen Reaktion die Kanne nach oben gebogen wird, so kommt sie in Lagen, in denen ihre Dorsiventralität immer unwirksamer wird, sie nähert sich also auch hier ohne Drehung ihrer dorsiventralen Ruhelage[1]). Zusammenfassend läßt sich sagen: Befindet sich die Kanne in einer von ihrer stabilen dorsiventralen Ruhelage abweichenden Lage und damit zugleich in einer von ihrer geotropischen Endruhelage — der Vertikalen — abweichenden Lage, so kann ein Drehungswinkel von 0°—180° auftreten und eine Aufkrümmung um 0°—180°. Die Größe dieser beiden Winkel ist abhängig von der Größe der Erregungen, den absoluten Größen und dem Verhältnis der Reaktionsfähigkeiten und dem Winkel der Richtungen, in dem die beiden Erregungen das Wachstum zu beeinflussen suchen. Allgemein folgt, daß man scharf unterscheiden muß zwischen tropistischer und dorsiventraler Reaktion. Beide besitzen, um mit Noll zu reden, ein verschiedenes Reizfeld und sind demnach in Perzeption und Reaktion auseinander zu halten. Bei der Beurteilung eines orthotropen Organs als radiär- oder dorsiventralempfindlich ist größte Vorsicht geboten, da unter Umständen bei dorsiventralen Organen die orthotrope Ruhelage erreicht werden kann, bevor und ohne daß eine Dorsiventralreaktion eintritt.

Der Geotropismus und die Geodorsiventralität der Kanne machen

1) Bei obigen Betrachtungen wurde vorausgesetzt, daß sich tortistische und tropistische Schwerewirkung hinsichtlich ihrer Abhängigkeit von Reizmenge und Reizrichtung im wesentlichen übereinstimmend verhalten, eine Voraussetzung, für die meine qualitativen Resultate sprechen, deren Zulässigkeit aber eine exakte quantitative Prüfung erst erweisen müßte. Angedeutet sei auch, daß der Begriff der physiologischen Dorsiventralität bzw. Geodorsiventralität noch sehr wenig geklärt und zergliedert ist und hier im eingeengten Sinne von Polarität gebraucht wird.

das eigentümliche Verhalten der Ascidia radicalia, caulina und intermedia verständlich. Wie gesagt, handelt es sich darum, daß in einem Falle die Alae der Ranke zu-, im zweiten von der Ranke weggewendet sind, im dritten Falle die Kanne sich mit der Breitseite aufkrümmt, so daß die Alae seitlich neben der Ranke stehen. Im morphologischen Teile habe ich nun erwähnt, daß schon vor Einsetzen des Aufkrümmungsprozesses Ranke und Kanne nicht genau eine Gerade bilden. Die Kanne der Folia radicalia und caulina zeigt nämlich an ihrer Basis bereits eine kleine, wahrscheinlich nastische Aufkrümmung nach der Richtung hin, nach der die spätere Aufkrümmung erfolgt. Da also die Kanne nicht genau vertikal, sondern etwas schräg steht, kann man zwischen Ober- und Unterseite rücksichtlich der Lage der Alae unterscheiden, und zwar liegt die Alaeseite bei den Ascidia radicalia oben, bei den Ascidia caulina unten. Man könnte nun annehmen, daß nur diese Lage, die Verschiedenheit in der Stellung bei den Ascidia radicalia und caulina bedingt, also annehmen, daß diese Verschiedenheit nur davon abhängig sei, welche Seite der bei der Aufkrümmung wirksame Geotropismus gerade als untere vorfindet. Doch zeigen schon die Ascidia intermedia, die vor der Aufkrümmung ebenso wie die Ascidia caulina und nicht seitlich aufgebogen sind, daß dem nicht so sein kann. Die Verschiedenheit der Aufkrümmung beruht vielmehr auf einer Veränderung der dorsiventralen Stimmung im Laufe der Entwicklung der Pflanze, die ja zunächst Ascidia radicalia, dann intermedia, schließlich caulina bildet. Bei den Ascidia caulina ist die Stimmung im wahrsten Sinne des Wortes umgeschlagen. Was bei den Ascidia radicalia während der Aufkrümmung unten lag, liegt bei ihnen oben, was oben lag, die Alaeseite, liegt bei ihnen unten. Ist hier die Stimmung sozusagen um 180° gewandert, so hat sie dies bei den Ascidia intermedia nur um 90° getan. Doch zeigen zahlreiche Zwischenformen zwischen diesen drei Typen, daß die Umstimmung sehr allmählich vor sich gehen kann. Allem Anschein nach handelt es sich bei der geschilderten Umstimmung um das dynamische Gleichgewicht zweier in verschieden starkem Maße sich geltend machender entgegengesetzter Erregungen. Daß es sich wirklich um Umstimmung der Dorsiventralität handelt, beweisen folgende Versuche:

Versuche mit Ascidia caulina.

1. Ranke und Kanne parallel. Kanne auf Flanke gelegt. Kanne biegt sich durch stärkeres Wachstum der Oberseite am Kannengrunde oder durch Torsion so, daß Alae nach unten sehen und biegt sich negativ geotropisch nach oben. Die erste Biegung ist mehr oder

weniger vollständig, auch verlaufen die Biegungen in der Regel nicht getrennt, sondern führen zu torsionsartigen Krümmungen. Dieser Versuch zeigt: a) daß die Kanne geodorsiventral ist; denn die Umlegung der Kanne um 90° wird angestrebt, gleichviel auf welche Flanke die Kanne gelegt worden ist, b) daß die Kanne derart dorsiventral ist, daß die Alaeseite nach unten zu liegen zu kommen bestrebt ist. Daß die Verhältnisse auch während der Aufkrümmung so liegen, ergibt sich aus folgenden Versuchen.

2. Kanne zwischen —90° und 0° aufgekrümmt, schräg nach unten oder horizontal auf Breitseite gelegt. Unter Torsion oder Biegung um 90°, so daß Alae nach unten zu liegen kommen, biegt sich die Kanne vertikal nach oben.

3. Eine Kanne, die noch in einer Geraden mit der Ranke liegt, wird horizontal, Alaeseite oben, gelegt. Die Kanne tordiert sich innerhalb der Horizontalen um 90° und biegt sich vertikal nach oben, so daß sie die Stellung eines Ascidium intermedium hat. Man wird hieraus nicht schließen dürfen, daß eine Umstimmung stattgefunden hat, so daß die Kanne die Dorsiventralität eines Ascidium intermedium besitzt. Vielmehr wird man besonders auf Grund der Beobachtungen über die wechselnde Größe des Torsionswinkels und der bezüglichen Erörterungen bei den Ascidia radicalia viel eher annehmen dürfen, daß der negative Geotropismus sich so stark geltend machte, daß die Kanne bereits, bevor eine merkliche Weitertordierung stattfinden konnte, durch Lagen einer immer geringeren Abweichung von der dorsiventralen Ruhelage in die endliche Ruhelage geführt wurde. In analoger Weise ist es wohl zu deuten, wenn auch in irgendwelchen anderen Fällen Torsionen dort ausbleiben, wo sie zu erwarten wären.

Alle für die Ascidia radicalia und caulina geschilderten Versuche führen zu ganz entsprechenden Resultaten bei den Ascidia intermedia, jedenfalls, soweit meine bisherigen Versuche mit dieser nicht allzu häufigen Kannenform zeigen. Ich verzichte deshalb darauf, hier noch einmal spezielle Beispiele zu geben. Aus allen meinen Versuchen geht mit Sicherheit hervor, daß die Dorsiventralreaktion der Kanne ein etwa vorhandenes nastisches Bestreben zu überwinden vermag, und daß demgemäß der veränderte Aufkrümmungstyp der Ascidia intermedia und caulina auf einer Umstimmung der Geodorsiventralität beruht.

Aber die durch diesen Stimmungswechsel hervorgerufene veränderte Aufkrümmungsweise reicht noch nicht zur völligen Erklärung des beobachteten Unterschiedes der Kannenformen aus. Da ja die Alae

der Blattoberseite entsprechen, so müßten die Kannen der Folia caulina ceteris paribus zwischen Sproßachse und Ranke zu stehen kommen. Dies ist aber bei Nepenthes compacta nicht der Fall, sondern bereits, bevor die Ranke nach unten gebogen ist, beginnt sie eine Torsion um 180°, durch die offenbar erreicht wird, daß auch die Ascidia caulina nach außen von der Ranke aus gesehen stehen. Da die Torsion weit oben an der Ranke sichtbar ist, wo diese wohl unzweifelhaft physiologisch radiär ist und die Torsion offenbar durch die Dorsiventralität von Zwischenstück bzw. Kanne hervorgerufen wird, so dürfte hier vielleicht Reizleitung vorliegen. Daß die Rankentorsion durch Dorsiventralitätsverhältnisse bedingt ist, zeigen deutlich Versuche mit invers gestellten Pflanzen. Da in diesem Falle die Ascidia radicalia aus ihrer normalen Dorsiventrallage um 180° abgelenkt werden, so tordieren sich ihre sonst untordierten Ranken um 180°, außer, wenn der geotropische Reiz so überwiegt, daß eine einfache Herabkrümmung der Ranke erfolgt, wodurch die Kanne in die Vertikallage kommt, in der die Dorsiventralität in unserem Falle keine Torsion auslösen kann, und sich nun aufkrümmt.

Übrigens geht aus den Versuchen, in denen letztere Reaktion eintrat, hervor, daß die Kanne kein Mittel besitzt, sich nach außen von der Sproßachse wegzubiegen, daß also keine Exotropie im Sinne Noll's vorliegt. Das beweist auch folgender Versuch: Mehrere junge Ranken mit bereits in Aufkrümmung stehenden Kannen wurden um 180° tordiert, so daß die Kanne nach dem Stamm zu zeigte, und in dieser Lage befestigt, und zwar an einem Punkte, der so hoch an der Ranke lag, daß ihr unterer Teil sich leicht hätte zurücktordieren können. Dies trat indessen nicht ein. Daß also die Kanne der Ascidia caulina nach außen sieht, beruht nicht auf Exotropie, sondern auf Dorsiventralität. Fragt man nach der biologischen Bedeutung dieser Erscheinung, so wird man, wenn man ihr überhaupt eine beimessen will, sie darin erblicken, daß besonders für die oberen Kannen eine Stellung nach außen von Vorteil sein wird, da dadurch den heranfliegenden Insekten der Weg nicht von Ranke und Deckel versperrt wird.

So liegen die Verhältnisse bei Nepenthes compacta, doch zeigen andere Arten ein durchaus abweichendes Verhalten. Zunächst zeigen überhaupt nicht alle Arten einen Wechsel in der Stellung der Kanne zur Ranke, jedenfalls, soweit meine bisherigen Beobachtungen und Literaturstudien ergeben, so z. B. Nepenthes ampullaria und Nepenthes Veitchi. Andererseits kommt durch Variationen der Stellung der Medianebene der Kanne zu der des Blattes, der Stellung der Kanne zu Achse

und Ranke und der Stellung der Alae zur Ranke und durch Kombination dieser Variationen eine außerordentliche Mannigfaltigkeit differenter Verhältnisse bei einer Art sowie bei den verschiedenen Arten zustande. Eine kleine Übersicht mag dies erläutern.

I. Die Medianebenen von Kanne und Spreite fallen zusammen.

1. Die Kanne steht zwischen Achse und Ranke	2. Die Kanne steht nach außen	3. Die Kanne steht seitlich von der Ranke
a) Die Alae sind der Ranke zugewandt, z. B. bei Nepenthes Dicksoniana	a) Die Alae sind der Ranke zugewandt, z. B. Ascidia radicalia von Nepenthes compacta	a) Die Kanne ist rechts seitlich aufgekrümmt (von der Achse aus gesehen), z. B. bei Nepenthes maculata
b) Die Alae sind der Ranke abgewandt, z. B. bei Nepenthes mixta und Nepenthes ventricosa	b) Die Alae sind der Ranke abgewandt, z. B. Ascidia caulina von Nepenthes compacta, z. B. bei Nepenthes mixta, ventricosa	b) Die Kanne ist links seitlich aufgekrümmt, z. B. bei Nepenthes maculata, bei den Ascidia intermedia von Nepenthes compacta

II. Die Medianebenen von Kanne und Spreite bilden einen Winkel miteinander.

Hier müßte für jeden Winkel, den die Medianebenen miteinander bilden, das obige Schema wiederholt werden, doch liegen hierfür nicht genügend Beobachtungen und wohl auch Vorkommnisse vor.

Diese außerordentliche Mannigfaltigkeit wirkt nach dem bis jetzt über die Reizbarkeit von Nepenthes compacta Gesagten sehr befremdend. Es ist darnach nicht recht verständlich, wie es möglich ist, daß z. B. bei Nepenthes Dicksoniana die Alae der Ranke zugekehrt sind und doch die Kanne zwischen Achse und Ranke steht; denn einmal hat ja hier eine Rankentorsion um 180° stattgefunden, wovon man sich an jeder Ranke überzeugen kann, ein Zeichen dafür, daß die Kanne bestrebt ist, die Alae auf die Unterseite zu bringen, andererseits ist die Aufkrümmung der Kanne so erfolgt, daß die Alae während der Aufkrümmung oben lagen. Ich halte es für sehr wahrscheinlich, daß hier eine Umstimmung der Dorsiventralität bei ein und derselben Kanne im Laufe der Entwicklung vorliegt, derart, daß zunächst die Rankentorsion eintrat, weil die normale Dorsiventrallage der jungen Kanne um 180° von der abwich, in der sie angelegt wurde, in der ja die Alaeseite oben lag, daß sich aber dann, als die Aufkrümmung begann, die dorsiventrale Ruhelage wieder um 180° verschoben hatte, so daß nunmehr die Alaeseite nach oben und dadurch die Kanne zwischen Sproßachse und Ranke gelangte. Doch habe ich Nepenthes Dicksonania

nur in einem Exemplar im Winter im Dahlemer Botanischen Garten zu beobachten Gelegenheit gehabt, also nicht die Entwicklung der Kanne beobachten und Experimente anstellen können. Deshalb ist es auch leicht möglich, daß hier die Torsion der Ranke irgendwelche anderen autogenen oder aitiogenen Ursachen hat.

Der unter 1 b angeführte Fall: „Kanne zwischen Achse und Ranke, Alae von der Ranke abgewandt“ beruht darauf, daß hier keine Rankentorsion um 180° stattgefunden hat wie bei den Ascidia caulina von Nepenthes compacta. — Ob dies darauf zurückzuführen ist, daß die junge Ranke die Vertikale erreicht, bevor eine Torsion infolge von Dorsiventralität der Kanne eintreten kann, ob in diesen Fällen irgendwelche Glieder der Reizkette des Dorsiventralreizes ausgeschaltet sind, ob und welche anderen Gründe in Frage kommen, habe ich bei meinen zunächst hauptsächlich auf möglichste Klarstellung der Verhältnisse bei Nepenthes compacta gerichteten Untersuchungen bisher ebensowenig feststellen können, wie die Ursachen, die außer der Dorsiventralität der Kanne, die Stellung der Medianebene der Kanne zu der der Spreite bedingen. Daß solche Ursachen vorhanden sein müssen, geht aus den außerordentlich häufigen Abweichungen von der zu erwartenden Stellung mit Sicherheit hervor. Wahrscheinlich spielen hierbei durch Wachstum fixierte Ungleichgewichtslagen eine große Rolle.

Ich will noch einige Beispiele für die oben erwähnte Mannigfaltigkeit der Reaktionsmöglichkeit bei ein und derselben Versuchsanordnung geben: Versuch 61, s. Fig. 34. Kanne und Ranke parallel, invers gestellt. Kanne und Ranke haben Reaktionsfreiheit. Entweder biegt sich die Ranke am Ende vertikal nach unten, so daß die Kanne wieder normal steht, oder die Kanne sucht sich nach oben zu biegen unter Erweiterung ihres Winkels mit der Ranke. Im zweiten Falle hatte offenbar die Ranke bereits die Krümmungsfähigkeit verloren, die Kanne und Kannenbasis aber noch nicht, wie diese ja stets länger reaktionsfähig bleiben. In einem Versuche, der sich vom vorigen nur dadurch unterschied, daß die Kanne noch nicht ganz aufgekrümmt war, trat eine Zwischenreaktion auf, indem die Ranke sich am Ende bis in die Horizontale bog, die Kanne die Aufrechtstellung in die normale Lage durch Krümmung in sich selbst infolge stärkeren Wachstums der Unterseite vollendete (Versuch 73, s. Fig. 34). Wieder andere Resultate zeigen ganz analoge Versuche, s. z. B. Versuch 121, s. Fig. 36. Ranke und Kanne bilden einen Winkel zwischen 0° und +90°, invers gestellt. Entweder biegt sich die Ranke nach unten und führt dadurch die Kanne in die normale Lage oder durch eine Torsion in der Ranke,

nicht weit von der Kannenbasis wird die Kanne in ihre alte Lage geführt. Das mehr oder weniger horizontale, an die Kanne sich anschließende Rankenstück biegt sich nun allmählich vertikal nach unten, indem die Kanne sich gleichzeitig der Ranke parallel stellt. Ebenso liegen die Verhältnisse in Versuch 43, s. Fig. 34. Ranke und Kanne zwischen 0° und +90° aufgekrümmt; so gelegt, daß Alae horizontal nach unten. Durch Torsion der Ranke gelangt die Kanne in normale Stellung. Nun wächst das an die Kanne grenzende Stück der Ranke zunächst in horizontaler Richtung weiter, bis es etwa 2 cm lang ist, und biegt sich dann positiv geotropisch nach unten, wodurch die Kanne zunächst aus ihrer Gleichgewichtslage entfernt wird, die sie erst durch weitere Aufkrümmung wieder erlangt. Es kann aber auch in diesem Falle lediglich durch Niederbiegen der Ranke die normale Lage erreicht werden. Die Ebene der Herabkrümmung der Ranke variiert ebenfalls. Fast stets erfolgt die Herabkrümmung in der Ebene von Kanne und Ranke, hin und wieder aber auch seitlich, also senkrecht zur normalen Medianebene von Kanne und Ranke. Wenn eine Torsion eintritt, so beruht dies offenbar darauf, daß sich zunächst der Reiz der Ablenkung aus der dorsiventralen Gleichgewichtslage geltend macht, dann erst der positive Geotropismus der Ranke. Die Versuche, die ich hier in groben Zügen geschildert habe, erfordern zur völligen Klärung eine sehr eingehende Analyse mit genauer Beobachtung der Wachstumsverhältnisse des Mittelstückes und angrenzenden Rankenstückes; bis jetzt habe ich eine solche noch nicht durchgeführt.

Schließlich sollen noch einige abweichende, nicht in den Rahmen meiner sonstigen Versuchsergebnisse passende Reaktionen beschrieben werden: Versuch 76, s. Fig. 36. Eine zwischen 0° und 90° aufgekrümmte Kanne wird vertikal gestellt. Sie entwickelt sich trotz völliger Reaktionsfreiheit und Wachstumsfähigkeit von Kanne und Ranke in dieser Lage weiter. Versuch 73, s. Fig. 36. Ein Ascidium intermedium zwischen 0° und +90° aufgekrümmt, wird invers gestellt. Die Kanne biegt sich parallel zur Ranke und entwickelt sich in dieser Lage.

Ich begnüge mich mit der Anführung dieser zwei Beispiele und weise darauf hin, daß naturgemäß bei einem so empfindlichen, so komplizierten und außerdem in unseren Gewächshäusern unter nicht völlig normalen Lebensbedingungen gedeihenden Objekte wie Nepenthes, das nicht seltene Vorkommen derartiger vom Typischen abweichender Fälle selbstverständlich ist. Es geht aber daraus hervor, daß man, um zu einer klaren Einsicht der vorhandenen physiologischen Gesetzmäßigkeiten zu gelangen, sich nicht auf die Ergebnisse weniger Versuche

stützen darf, sondern nur auf die Ergebnisse von möglichst extensiv nach allen Richtungen hin in großer Zahl durchgeführter Versuche. Obwohl ich viele hunderte von Versuchen angestellt habe, ist das Bild, das ich vom reizphysiologischen Verhalten des Nepenthaceen-Blattes geben konnte, noch sehr unvollständig. Ich habe an zahlreichen Stellen die Lücken angedeutet, doch hat mich der Ausbruch des Krieges daran verhindert, meine an einzelnen Punkten bereits weitergeführten Untersuchungen zum völligen Abschluß zu bringen.

Zusammenfassung einiger Ergebnisse.

1. Die Entwicklungsgeschichte der Primär- und Folgeblätter wird untersucht, und die wichtigsten Ansichten über die morphologische Bedeutung des Nepenthaceen-Blattes werden erörtert. Die Auffassungen von Hooker und Bower werden als unbegründet, die von Macfarlane als den Prinzipien der entwicklungsgeschichtlichen Morphologie widersprechend zurückgewiesen. Die tatsächlichen Befunde sind vereinbar mit zwei Ansichten:

a) Die Kanne entspricht dem Oberblatt, die Ranke dem Blattstiel, die Spreite dem Blattgrund (Goebel).

b) Kanne, Ranke, Spreite sind Teile einer Lamina (Wunschmann).

2. Die Primärkannen von Nepenthes ampullaria besitzen eine Gleitzone, die Folgekannen nicht. Daraus geht hervor, daß die Gleitzone eine primäre Bildung ist.

3. Der nach außen und innen geschlagene Rand der Folgekannen hat sich aus einem einfachen nach innen geschlagenen Rand entwickelt, wie ihn die Primärkannen von Nepenthes ampullaria zeigen.

4. Die Nepenthaceen-Drüsen folgen zwei entwicklungsgeschichtlich und funktionell verschiedenen Typen:

a) Hydathoden, b) Nektar- und Verdauungsdrüsen. Die Insektivorie hat sich bei Nepenthes und Sarracenia aus der Anlockung von Insekten zu Betäubungszwecken entwickelt.

5. Die Randdrüsen sind anatomisch den Verdauungsdrüsen im wesentlichen gleich gebaut. Entwicklungsgeschichtlich sind aber die Verdauungsdrüsen epidermale, die Randdrüsen bis auf eine Außenschicht subepidermale Gebilde.

6. Die Verdauungsdrüsen einer Kanne zeigen bei vielen Arten Dimorphismus hinsichtlich Größe, Zahl und Überwallung ihrer Zellen. Bei Nepenthes ampullaria sind die Drüsen der Primärkannen ohne Überwallung, die der Folgekannen stark überwallt.

7. Nepenthaceen, Sarraceniaceen, Droseraceen bilden eine natürliche Reihe. Als neue Verwandtschaftspunkte zwischen Droseraceen und Nepenthaceen sind hervorzuheben: Pollentetraden, Reduktion der Primärwurzel, Bewurzelung durch Adventivwurzeln, Bildung drüsentragender Tentakel gleicher Entstehung.

8. Aus Stecklingen kann man Rückschlagsformen erzielen. Teils kennzeichnen sie sich als solche nur durch Reduktion der Ranke, teils sitzt bei ihnen wie bei den Primärblättern die Kanne auf der Unterseite der Spreite.

9. Versuche über Wasserausscheidung zeigen, daß Nepenthes funktionstüchtige Hydathoden besitzt. Die Transpiration ist nach vergleichenden Messungen normal, die Assimilation nicht beträchtlich. Irgendwelche Schlüsse über die Ökologie der Insektivorie lassen sich hieraus nicht ziehen.

10. Ranke und Kanne bilden zunächst annähernd einen gestreckten Winkel, dann biegt sich die Kanne an ihrer Basis aufwärts, bis sie der Ranke parallel steht. Die Ranke ist positiv geotropisch, die Aufkrümmung der Kanne ist geotropisch bedingt, aber keine einfach negativ geotropische.

11. Die Kannen von Nepenthes compacta sind geodorsiventral, im Laufe der Entwicklung der Pflanze findet eine wiederholte Umstimmung der dorsiventralen Ruhelage statt.

Erklärung zu den Tabellen.

R = Ranke | ↓ = biegt sich nach unten
K = Kanne | ↑ = biegt sich nach oben
mit Torsion = Torsionswinkel von 0°—180°.

Kanne horizontal.

	R und K beweglich	R beweglich	K beweglich
K und R bilden Gerade			
alae horizontal	1) R ↓	2) R ↓	3) K ↑ mit Torsion
alae vertikal nach oben	4) R ↓	5) R ↓	6) K ↑
alae vertikal nach unten	7) R ↓	8) R ↓	9) K ↑
K und R bilden ∢ 90°			
alae horizontal	10) R ↓	11) R ↓	12) K ↑ mit Torsion
alae vertikal nach oben	13) Normale Lage	14) Keine Reaktion	15) K ↑
alae vertikal nach unten	16) R ↓	17) R ↓	18) K ↑
K und R sind parallel			
alae horizontal	19) R ↓	20) R ↓	21) K ↑ mit Torsion
alae vertikal nach oben	22) R ↓	23) R ↓	24) K ↑
alae vertikal nach unten	25) R ↓	26) R ↓	27) K ↑
K und R bilden ∢ zwischen —90° und 0°			
alae horizontal	28) R ↓	29) R ↓	30) K ↑ mit Torsion
alae vertikal nach oben	31) R ↓	32) R ↓	33) K ↑
alae vertikal nach unten	34) R ↓	35) R ↓	36) K ↑
K und R bilden ∢ zwischen 0° und +°90			
alae horizontal	37) R ↓	38) R ↓	39) K ↑ mit Torsion
alae vertikal nach oben	40) R ↓	41) R ↓	42) K ↑
alae vertikal nach unten	43) R ↓ R-Torsion	44) R ↓	45) K ↑

Kanne vertikal.

	R und K beweglich	R beweglich	K beweglich
K und R bilden eine Gerade			
Lage —90°	46) Normale Lage	47) Keine Reaktion	48) K ↑
Lage +90°	49) R ↓	50) R ↓	51) K entwickelt sich in Lage +90°
K und R bilden ∢ 90°			
Lage —90°	55) R ↓, K biegt sich gleichzeitig der Ranke zu	56) R ↓	57) K versucht sich aufzubiegen
Lage +90°	58) R ↓, K erweitert zunächst Winkel mit Ranke	59) R ↓	60) K entwickelt sich in Lage +90°
K und R sind parallel			
Lage —90°	61) R ↓	62) R ↓	63) K sucht sich aufzubiegen
Lage +90°	64) Normale Lage	65) Keine Reaktion	66) Keine Reaktion
K und R bilden ∢ zwischen —90° und 0°			
Lage —90°	67) R ↓	68) R ↓	69) K. sucht sich aufzubiegen
Lage +90°	70) R ↓	71) R ↓	72) K entwickelt sich in Lage +90°
K und R bilden ∢ zwischen 0° und +90°			
Lage —90°	73) R ↓	74) R ↓	75) K. sucht sich aufzubiegen
Lage +90°	76) R ↓	77) R ↓	78) K. biegt sich zurück, dann auf

Kanne schräg nach oben.
(∢ zwischen 0° und + 90°.)

K und R bilden eine Gerade	R und K beweglich	R beweglich	K beweglich
alae horizontal	124) R ↓	125) R ↓	126) K ↑ mit Torsion
alae vertikal nach oben	127) R ↓	128) R ↓	129) K ↑
alae vertikal nach unten	130) R ↓	131) R ↓	132) K ↑
K und R bilden ∢ 90°			
alae horizontal	133) R ↓, K erweitert zunächst Winkel mit Ranke	134) R ↓	135) K ↑ mit Torsion
alae vertikal nach oben	136) R ↓, K erweitert zunächst Winkel mit Ranke	137) R ↓	138) K biegt sich zurück, dann ↑
alae vertikal nach unten	139) R ↓, K erweitert zunächst Winkel mit Ranke	140) R ↓	141) K ↑
K und R sind parallel			
alae horizontal	142) R ↓	143) R ↓	144) K ↑
alae vertikal nach oben	145) R ↓	146) R ↓	147) K ↑
alae vertikal nach unten	148) R ↓	149) R ↓	150) K sucht sich aufzubiegen
K und R bilden ∢ zwischen — 90° und 0°			
alae horizontal	151) R ↓	152) R ↓	153) K ↑
alae vertikal nach oben	154) R ↓	155) R ↓	156) K ↑
alae vertikal nach unten	157) R ↓	158) R ↓	159) K sucht sich aufzubiegen
K und R bilden ∢ zwischen 0° und + 90°			
alae horizontal	160) R ↓, K erweitert zunächst Winkel mit Ranke	161) R ↓	162) K ↑
alae vertikal nach oben	163) Normale Stellung	164) Keine Reaktion	165) K ↑
alae vertikal nach unten	166) R ↓	167) R ↓	168) K ↑

Kanne schräg nach unten.
(∢ zwischen -90° und 0°.)

K und R bilden Gerade	R und K beweglich	R beweglich	K beweglich
alae horizontal	79) R ↓	80) R ↓	81) K ↑ mit Torsion
alae vertikal nach oben	82) R ↓	83) R ↓	84) K ↑
alae vertikal nach unten	85) R ↓	86) R ↓	87) K sucht sich aufzubiegen
K und R bilden ∢ 90°			
alae horizontal	88) R ↓ biegt sich gleichzeitig der Ranke zu	89) R ↓	90) K ↑ mit Torsion
alae vertikal nach oben	91) R ↓	92) R ↓	93) K ↑
alae vertikal nach unten	94) R ↓	95) R ↓	96) K sucht sich aufzubiegen
K und R sind parallel			
alae horizontal	97) R ↓	98) R ↓	99) K ↑ mit Torsion
alae vertikal nach oben	100) R ↓	101) R ↓	102) K ↑
alae vertikal nach unten	103) R ↓	104) R ↓	105) K ↑
K und R bilden ∢ zwischen -90° und 0°			
alae horizontal	106) R ↓	107) R ↓	108) K ↑ mit Torsion
alae vertikal nach oben	109) K ↑	110) Keine Reaktion	111) K ↑
alae vertikal nach unten	112) R ↓	113) R ↓	114) K sucht sich aufzukrümmen
K und R bilden ∢ zwischen 0° und $+90^{\circ}$			
alae horizontal	115) R ↓	116) R ↓	117) K ↑ mit Torsion
alae vertikal nach oben	118) R ↓	119) R ↓	120) K ↑
alae vertikal nach unten	121) R ↓, oft R-Torsion	122) R ↓, oft R-Torsion	123) K sucht sich aufzubiegen

Benutzte Literatur.

Baillon, H. M., Sur quelques points de l'organisation des Nepenthes. Bulletin mensuel de la Société Linnéenne de Paris, 1886.

Ders., Histoire des plantes, Vol. IX.

Bobiscut, O., Über den Funktionswechsel der Spaltöffnungen in der Gleitzone der Nepentheskannen. Sitz.-Ber. d. Kais. Akad. d. Wiss. Wien, Math.-Nat.-Kl., Bd. CXIX, 1. Abt., 1910.

Bower, F. O., On the comparative Morphology of the leaf. Phil. Trans. of the Roy. Soc. 1889.

Ders., On the pitcher of Nep., a study in the Morphology of the leaf. Annals of Botany 1889/90, Vol. III.

Clautriau, G., La digestion dans les urnes de Nepenthes. Mém. de l'Acad. Roy. Belg. 1900.

Czapek, Fr., Über die Wirkung verschiedener Neigungslagen auf den Geotropismus. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLIII.

Darwin, Ch., Die insektenfressenden Pflanzen. Stuttgart 1876.

Dickson. On the structure of the pitcher in the seedling of Nep., as compared with that in the adult plant. Proc. of the Roy. Soc. Edinbourgh 1883.

Diels, L., Droseraceae in „Das Pflanzenreich". Herausgeg. von A. Engler.

Fenner, C. A., Beiträge zur Kenntnis der Anatomie, Entwicklungsgeschichte und Biologie der Laubblätter und Drüsen einiger Insektivoren. Flora 1904, Bd. XCIII.

Fitting, H., Untersuchungen über den geotropischen Reizvorgang. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLI.

Goebel, K., Pflanzenbiologische Schilderungen. Marburg 1891/95.

Haberlandt, G., Über wassersezernierende und absorbierende Organe, II. Abh. Sitz.-Ber. d. Wien. Akad. d. Wiss. 1895, Bd. CIV.

Ders., Die Sinnesorgane im Pflanzenreiche zur Perzeption mechanischer Reize. Leipzig 1901.

Ders., Physiologische Pflanzenanatomie, 4. Aufl., 1909.

Ders., Eine botanische Tropenreise, 2. Aufl., 1910.

Heide, F., Observations on the corrugated rim of Nep. Bot. Tidsskr. 1910, Bd. XXX.

Heinricher, E., Zur Kenntnis von Drosera. Zeitschr. d. Ferdinandeums. Innsbruck 1902.

Ders., Nachtrag zur Abhandlung: Zur Kenntnis von Drosera. Zeitschr. d. Ferdinandeums. Innsbruck 1903.

Ders., Zur Biologie von Nep., speziell der javanischen Nep. melamphora. Ann. du Jard. Buitenzorg 1906, Bd. XX.

Holle, H., Untersuchungen über Welken, Vertrocknen und Wiederstraffwerden. Flora 1915, N. F., Bd. VIII.

Hooker, J. D., On the origin and development of the pitcher of Nep. Trans. of the Linn. Soc. 1859, Vol. XXII.

Jost, L., Vorlesungen über Pflanzenphysiologie 1913, 3. Aufl.

Kaufholz, Beiträge zur Morphologie der Keimpflanzen. Rostock 1888. Dissertation.

Kniep, H., Über den Einfluß der Schwerkraft auf die Bewegungen der Laubblätter und die Frage der Epinastie. Jahrb. f. wiss. Bot. 1910, Bd. XLVIII.

Kny u. Zimmermann, Die Bedeutung der Spiralzellen von Nep. Ber. d. D. bot. Ges. 1885, Bd. III.

Korthals, Over het Geslacht Nepenthes. Verhandelingen over de Naturlijke Geschiedenis der nederlandschen overzeesche bezittingen. Botanie. Leiden 1839—42.

Lotsy, J. P., Vorträge über botanische Stammesgeschichte 1911, Bd. III, 1.

Macfarlane, Observations on Pitchered Insektivorous. Ann. of Bot. 1889, 1893, Vol. III u. VII.

Ders., Nepenthaceae in „Das Pflanzenreich". Herausgeg. von A. Engler, IV, 3, 1908.

Massart, Un botaniste en Malaisie. Bull. de la Soc. roy. de bot. de Belg., Vol. XXXIV.

Noll, F., Über die normale Stellung zygomorpher Blüten. Arb. d. bot. Inst. zu Würzburg 1885, I, II.

Ders., Über heterogene Induktion. Leipzig 1892.

Oudemans, De bekerplanten 1863.

Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie 1896—1904.

Ders., Über fleischfressende Pflanzen. Landwirtsch. Jahrb. 1877, Bd. VI.

Renner, O., Die Wasserversorgung der Pflanzen. Handw. d. Naturwissensch. 1913, Bd. X.

Schmidt, G., Beiträge zur Ökologie der insektivoren Pflanzen. Flora 1912, Bd. CIV.

Solereder, H., Systematische Anatomie der Dikotyledonen, 1899.

Solms, H., Graf, Referat über Heinricher, Zur Biologie von Nep. Bot. Zeit. 1907.

Stahl, E., Der Sinn der Mykorrhizenbildung. Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. XXXIV.

Veitch, H. J., Nepenthes. Journ. of the Roy. Horticult. Soc. 1897.

Vines, The proteolytic Enzyme of Nep. Ann. of Bot. 1897/98, 1901, Vol. XI, XII, XV.

Völcker, On the chemical composition of the fluid in the ascidia of Nep. Ann. and mag. of nat. hist. 1848, Vol. IV.

De Vries, H., Über einige Ursachen der Richtung bilateral symmetrischer Pflanzenteile. Arb. d. bot. Inst. Würzburg 1872, Bd. I.

Wettstein, R. v., Handbuch der systematischen Botanik 1901.

Wunschmann, E., Über die Gattung Nepenthes. Dissertation. Berlin 1872.

Ders., Nepenthaceae in Engler-Prantl, Natürl. Pflanzenfam. 1891, Bd. III, Abt. 2.

Zacharias, O., Anatomie des Stames von Nepenthes. Dissertation 1877.

Die Literatur konnte nur bis Juli 1914 benutzt werden.

Experimentelle und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Caryophyllaceen-Blüten.

Von Erich Kraft.

(Mit 155 Abbildungen im Text.)

Einleitung.

In der Familie der Caryophyllaceen finden sich einerseits Formen, die ein aus fünf Kreisen bestehendes Blütendiagramm besitzen. Als Beispiele seien die Gattungen Stellaria, Alsine, Arenaria genannt. Bei solchen lautet die Blütenformel allgemein $K_5C_5A_{5+5}G_{3-5}$. Anderseits finden sich Gattungen mit vergleichsweise ärmerem Diagramm, z. B. Scleranthus, wo nur der Kelchblattkreis, zwei Staubblattkreise und der Fruchtblattkreis vorhanden sind, einer Formel $K_5C_0A_{2+5}G_2$ entsprechend, oder gar Pollichia, mit nur fünf Kelchblättern, fünf rudimentären Kronblättern, einem einzigen Staubblatt und zwei Fruchtblättern. Ja es gibt sogar Blüten, die in ihrer fertigen Ausgestaltung nur drei Kreise aufweisen, wie z. B. Anychia. Angesichts dieser beträchtlichen Unterschiede in der Blütenstruktur erhebt sich die Frage, ob die Formen mit einfachem Diagramm als die primitiven, d. h. phylogenetisch älteren anzusehen sind, von denen aus sich die reich ausgestatteten unter stufenweiser Vervollständigung des Diagramms entwickelten, oder ob die fünfkreisigen, d. h. reichsten Formen an den Anfang zu stellen sind, von denen sich die einfacheren unter Reduktionen herleiten. Beide Anschauungen werden, wie unten näher zu erörtern sein wird, in der Literatur vertreten.

Das Verhalten der jetzt lebenden Formen scheint einen Fingerzeig zu bieten zur Entscheidung, ob in der Caryophyllaceen-Entwicklung fortschreitende Komplikation oder Reduktion stattgefunden hat. Die Blüten vieler mit reichem Diagramm ausgestatteter Blüten, z. B. von Stellaria, sind stark variabel. Sie können normal fünfkreisig, aber auch vier- und dreikreisig erscheinen. So kann Stellaria den Kronstaubblattkreis ganz verlieren und den Kronblattkreis so reduzieren, daß die winzigen Primordien der Kronblätter nur mikroskopisch sichtbar sind. Daß es sich hier um ontogenetische Reduktionen handelt, ist nicht zu bestreiten, zumal sich Rudimente der abortierenden Glieder in allen Verkümmerungszuständen finden.

Wenn es gelänge, bei den Caryophyllaceen-Gattungen mit armem Diagramm die Rudimente der vermißten Glieder zu finden, und wenn sich diese als die gleichen erwiesen, die auch bei einer reduzierenden Stellaria auftreten, so wäre höchst wahrscheinlich gemacht, daß der Reduktionsvorgang, den die Ontogenese mancher Alsineen heute erlebt, auch in der Phylogenie der ganzen Familie stattgehabt hat.

Der erste Teil vorliegender Arbeit befaßt sich des näheren mit der Variabilität der Caryophyllaceen mit reichem Diagramm. Als Beispiel- und Versuchspflanze wurde Stellaria media gewählt, eine Art, die sich durch die starke Veränderlichkeit der Blütenstruktur für den erörterten Zweck besonders zu empfehlen schien.

Im zweiten Teil finden sich die Ergebnisse der blütenentwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen, die an nahezu sämtlichen Caryophyllaceen-Gattungen unter besonderer Berücksichtigung rudimentärer Blütenglieder vorgenommen wurden.

Der dritte Teil enthält die Vergleichung der Resultate und die Kritik der in der Literatur vorliegenden Meinungsäußerungen.

I.

Die Blütenvariationen der Stellaria media sind seit langem bekannt. Die normale Blüte besteht aus fünf Kelchblättern, fünf tiefgespaltenen Kronblättern, drei Kelchstaubblättern, die vor den jüngsten Kelchblättern stehen, und drei Fruchtblättern. Oft indessen finden sich Blüten mit fünf Kelchstaubblättern, ferner solche mit einem bis fünf Kronstaubblättern, so daß die reichste Formel lautet $K_5 C_5 A_{5+5} G \underline{(3)}$. Andererseits sieht man zuweilen Blüten, in denen die Kronblätter ungleich ausgebildet, ungeteilt, ja scheinbar ganz geschwunden sind. Hierzu kommt, daß die normal fünfzählige Blüte oft vierzählig wird. Das Andröceum variiert im ganzen zwischen Null und elf Staubblättern (vgl. Reinöhl 1903), das Gynäceum zwischen zwei und sieben Fruchtblättern. Endlich kommt neben der Chasmo- auch Kleistogamie vor. Ob diese Verschiedenheiten, die teilweise der Aufstellung von Unterarten zugrunde gelegt wurden, auf das Vorhandensein mehrerer Rassen mit konstanter, erblicher Eigenschaft und deren Mischung in den natürlichen Populationen zurückzuführen sind, oder ob es sich um individuelle Variationen handelt, ob diese von äußeren Bedingungen beeinflußbar sind, und wieweit endlich entwicklungsgeschichtlich Verkümmerungen nachweisbar sind, war noch nicht genauer erforscht. Hier wird versucht, die Frage experimentell zu entscheiden.

Die Fragestellung machte es erforderlich, das Pflanzenmaterial einerseits unter normalen Bedingungen ungestört wachsen zu lassen, um den normalen Entwicklungsgang festzustellen. Andererseits war es veränderten Bedingungen in bezug auf Licht, Wärme, Feuchtigkeit, Bodensalze usw. auszusetzen, um den Einfluß der Außenbedingungen zu ermitteln. Notwendig war dabei vor allen Dingen, das Material gleichartig zu erhalten, weshalb die Kulturen meist vegetativ, d. h. durch Stecklinge und Absenker vermehrt wurden. Das Verfahren ist bei Stellaria media einfach und führt mit großer Sicherheit zum Ziel. Die Bewurzelung geht mit Leichtigkeit vor sich. Schon die auf feuchtem Boden liegenden Zweige pflegen sich sehr rasch an den Knoten zu bewurzeln.

Daß die künstlich erzeugten Veränderungen in der Blütenausbildung erblich fixiert würden, so daß etwa die Nachkommen dieselben Abänderungen zeigten, auch wenn sie unter normalen Bedingungen erzogen wurden, war ja von vorn herein unwahrscheinlich. Trotzdem mußte zum mindesten untersucht werden, wie sich die Nachkommenschaft stark reduzierter Blüten verhält. Ferner lag die Möglichkeit vor, durch fortgesetzte Zucht bei strenger Selbstbestäubung die reinen Linien, aus deren Vermengung die natürlichen Populationen möglicherweise bestanden, zu isolieren. Aus alledem ergab sich die Notwendigkeit, durch Aussaaten zahlreiche Generationenketten zu erzeugen. Um Irrtümer auszuschließen, wurde darauf geachtet, daß jeder Topf nur eine Pflanze trug, und daß der aufgehende Keimling wirklich von dem gesteckten Samen und nicht von einem der in jeder Erde vorhandenen Stellaria-Samen stammte.

Es folgt die stark gekürzte Wiedergabe der Versuchsergebnisse, da die Protokolle von rund 1300 Töpfen in extenso nicht würden gebracht werden können.

1. Stellaria media, normal blühend.

a) Im Freien wurde die Pflanze allermeist normal angetroffen. Die Blütenformel ist dann $K_5 C_5 A_3 G \underline{(3)}$. Die Kronblätter sind etwa so lang wie der Kelch, tief geteilt. Das Andröceum variiert in dem von Reinöhl (1903) an Freilandpopulationen ermittelten Umfang. Viele regelmäßig beobachtete Stöcke auf Schutthaufen, Bauplätzen, Wegrändern usw. zeigten von Frühjahr bis Herbst das gleiche Blütenbild. Die Zahl der reifen Samen betrug meist 8—12, die der Samenanlagen etwas mehr. Insbesondere eine Anzahl Stellarien, die in den nicht ganz dichten Fugen einer granitnen Steintreppe wuchsen und nie

eine Pflege erfuhren, dabei der Sonne stark ausgesetzt waren, blühten mit nicht eben großen, aber ganz regelmäßigen Blüten monatelang. Alle hierher gehörigen Stöcke hielten die Blüten bei trübem Himmel geschlossen. Öffnete man künstlich, so wurden alle Blütenteile normal, der Sexualapparat meist in Selbstbestäubung begriffen, gefunden.

b) An mehreren, in- und außerhalb des botanischen Gartens wachsenden Stellarien, die unter regelmäßiger Kontrolle standen, wurden teilweise die Sprosse geknickt, teilweise die Blätter nach Möglichkeit entfernt. Die geknickten Stroßenden starben zum Teil ab, zum Teil nicht; im letzteren Fall zeigten die Blüten keinerlei Veränderung. Auch das Entblättern blieb ohne Einfluß auf die Blütenstruktur. Soweit die Pflanzen nicht eingingen, blühten sie normal.

c) Im Gewächshaus ist es vergleichsweise schwierig, die Pflanze normalblühend zu erhalten. Am besten gelang es noch in einem hellen, ziemlich trockenen, aber nicht zu heißen Gewächshaus, wenn die Pflanzen auf schlechtem, sandigen Boden von beschränkter Feuchtigkeit wuchsen. Es traten dann zwar die üblichen leichten Etiolementerscheinungen auf: Verlängerung der Internodien, Erblassung des Blattgrüns, aber die Blüten blieben normal.

d) Normal blieben auch die Stecklinge von einer auf einem Erdhaufen gewachsenen Stellaria (87—98). Sie wurden im Kulturhaus auf guter, gedüngter Erde gezogen, aber bis auf eine Achse beschnitten. Die Blätter wurden fortgesetzt entfernt. Trotz dieser starken Eingriffe zeigten die Blüten keine Beeinflussung. Topf 96 bildete schließlich, nach 2 Monaten, einen 120 cm langen Stengel, der, von der Wurzel her gut genährt, offenbar genügend Assimilationskraft besaß, um die Bildung normaler Blüten zu ermöglichen. Als versucht wurde, durch Umwickeln mit schwarzem Papier die Stengel am Assimilieren zu verhindern, gingen die Pflanzen ein.

e) Von einer größeren Zahl Stellaria-Stöcke, die alle auf einem Erdhaufen wuchsen und übereinstimmenden Habitus zeigten, wurde ein Teil in Töpfe mit guter Gartenerde, ein Teil in solche mit schmutzigem Sand gesetzt. Alle kamen ins Gewächshaus (April) und wurden gleichmäßig begossen. Die Sandpflanzen hatten noch im Juni normale Blüten, während die auf guter Erde schon längst die weiter unten näher angegebenen Reduktionen zeigten. Später wurden allerdings auch die Sandpflanzen apetal.

Blütenreduktionen.

a) Durch schlechte Gesamternährung.

α) Stellaria durch Hungerkultur im Freien zu reduzieren, insbesondere apetal zu machen, ist schwierig. Das anspruchslose Unkraut findet fast immer Nahrung genug, und blüht, soviel Stickstoff es anderseits vertragen kann, auf mageren Böden fast voller, wenn auch mit verringertem Blütendurchmesser, als auf fettem. Die ungepflegten Freilandkulturen auf schlechtem Boden blühten stets normal. Nur auf einem öfters künstlich gewässertem Beet waren im August 1915 einige Blüten zu bemerken, die drei bis fünf ungleich lange, oft ungeteilte Kronblätter hatten. An natürlichen Standorten apetal blühende Pflanzen standen leider nicht zur Beobachtung. Groß (1908) hält sie für ein Erzeugnis des mageren, trockenen Bodens. Meine auf schlechtem Boden gezogenen Freilandpflanzen blühten allerdings stets normal. Ohne weiteres wäre nicht einzusehen, warum die anderorts das Blühen begünstigenden Faktoren der Sonne und Trockenheit bei Stellaria anders wirken sollten.

β) Mehrere große Tonschalen wurden mit gewaschenem Sand gefüllt und mit Samen von Stellaria beschickt. Außer regelmäßiger Begießung wurde den im Gewächshaus befindlichen Kulturen nichts verabreicht. Die Pflanzen wuchsen kümmerlich und begannen nach Anlegung weniger Laubblattwirtel zu blühen. Die ersten Blüten zeigten teilweise fünf wohlausgebildete, teilweise ein bis fünf reduzierte Kronblätter. Auch fanden sich einige apetale Primanblüten. Durch die sehr schlechte Ernährung war hier im Gegensatz zu anderen Versuchen gelungen, bereits die ersten Blüten zu reduzieren. Die durch Unterernährung der ganzen Pflanze hervorgerufene Reduktion war die stärkste überhaupt erzielte. Nicht nur die Kronblätter blieben auf dem Primordialstadium stehen, sondern auch das Andröceum wurde bisweilen auf ein bis zwei sterile Spitzchen herabgedrückt. Auch die Zahl der Samenanlagen war gemindert, nämlich acht bis zehn im Durchschnitt, die der reifen Samen zwei bis sechs. Das Durchschnittsgewicht von 200 reifen, lufttrockenen Samen aus solchen Blüten war 0.269 mg, während das ebenso ermittelte Normalgewicht 0,431 mg betrug.

γ) In der feuchten Rille einer Betonplatte, wo außer etwas Staub kein Nährboden zur Verfügung stand, ging Stellaria-Samen normaler Herkunft auf. Die sonstigen Bedingungen waren: Gewächshauslicht, bei Sonnenschein beschattet, Temperatur nachts um 16°, tags um 23° herum. Mitte Juni blühen die kümmerlichen Pflänzchen, meist

apetal, mit drei Staubblättern. Eine Blüte mit $K_5C_4A_0G\underline{(2)}$ sei als seltene Ausnahme erwähnt. Die zwei bis fünf kleinen Samen erzeugten bei Wiederaussaat in gutem Boden normale Pflanzen, die anfangs voll, später reduziert blühten. Der Versuch, Stellaria auf einem feuchten, porösen, fast nährstofffreiem Stein zu kultivieren, wurde mit gleichem Erfolg öfter wiederholt. Stets fanden sich unter den Keimlingen einige, die lange voll blüten und erst spät zu einer Reduktion zu bringen waren. Die Versuche, durch fortgesetzte Auslese aus solchen eine konstante, normalblühende Rasse zu züchten, schlugen sämtlich fehl.

δ) Als ein gutes Mittel, Stellaria-Blüten durch Schwächung der Ernährung zu reduzieren, erwies sich die, gegebenenfalls wiederholte, Stecklingsentnahme. Die Stecklinge der scheinbar konstanten Pflanzen, von den Mutterpflanzen abgeschnitten und gezwungen, ein neues Wurzelsystem zu bilden, werden dadurch offenbar stark geschwächt und reduzieren ihre Blüten sämtlich. Wie stark die fortgesetzte Stecklingsabnahme das Blühen schwächt, sieht man auch an der verwandten Moehringia trinervia, wo auf solche Weise die Vegetationspunkte überhaupt gehindert werden können, Blüten zu bilden (Klebs 1903). So wurde, um die erwähnte, recht konstante Gruppe 87—98 zur Blütenreduktion zu zwingen, eine längere Versuchsreihe angestellt. Am 8. Mai 1915 wurde vom Topf 93 Steckling 700 genommen. In schmutzigem Sand kultiviert, blühte er normal. Am 6. Juni wurden von 700 die Stecklinge 1101 und 1102 genommen und wiederum in Sand gezogen. Die nächsten Blüten waren regelmäßig. Am 6. Juli bildete 1102 eine Blüte mit rudimentärem Andröceum. Nun wurden die Pflanzen durch Papierkästchen verdunkelt und nur die Gipfel im Licht belassen. Am 21. Juli blühte 1102 mit nur vier ungleichen Kronblättern. An der Stelle des fehlenden stand ein epipetales Staubblatt. Der rudimentäre Höcker des Kronblattes war aber, wie stets, vorhanden. Am 24. Juni wurden vom Topf 700 die normalblühenden Gipfel abgeschnitten und als Stecklinge 1113—1115 gezogen. Zwei davon gingen ein, 1114 blühte aus dem einen Gabelast normal, aus dem anderen am 14. Juli mit $K_5C_3A_4G\underline{(3)}$, am 19. Juli apetal und weiblich, am 21. Juli wieder so, vom 23. Juli an aber wieder $K_5C_5A_3G\underline{(3)}$. Der Schwächezustand war überwunden.

ε) In einem anderen Falle trat bei den Kulturen 188—191 keine Reduktion des Petalkreises ein, während die Schwesterkulturen längst apetal blühten. Es wurden daher Stecklinge genommen, die auch sämtlich reduzierten. Wurden dabei blühende Sproßgipfel mit den Blüten als Stecklinge verpflanzt, so trat eine vorübergehende Reduktion ein,

der eine Periode normalen Blühens folgte. So wurden von dem sehr konstanten 467 b am 2. Juni die vollblühenden Gipfel abgeschnitten und in gute Erde gesetzt. Sie bildeten am 16. Juni eine durch Reduktion des Staminalkreises weibliche Blüte. Am 26. Juni waren sie fast durchweg apetal. Am 3. Juli waren wieder fünf Kronblätter vorhanden. Fortab blühten die Pflanzen normal. Ende Juni, als sich die Stecklinge wieder ganz erholt hatten, wurden neuerdings die blühenden Gipfel als Stecklinge benutzt. Deren Blüten zeigten am 3. Juli zwei bis drei winzige Kronblätter, am 16. schon wieder fünf kleine, am 23. endlich fünf kräftige Kronblätter. Zum dritten Male wurde das Experiment am 16. Juli gemacht. Wieder wurden vollblühende Gipfel als Stecklinge genommen. Sie hatten vom 18. bis 20. einen minderzähligen, vom 21. ab wieder einen normalen Petalkreis. Wurden hingegen junge, noch blütenlose Seitenzweige der konstant vollblühenden Stellarien als Stecklinge benutzt, so hatten die ersten, naturgemäß erst nach einiger Zeit auftretenden Blüten fünf Kronblätter, und eine Reduktion zeigte sich erst nach längerem oder kürzerem Blühen aus anderen, unten erörterten Gründen. Zum Beispiel Steckling 571, gesteckt am 20. April, blühte am 3. Mai normal, am 30. Mai mit fünf ungleichen, am 6. Juni mit winzigen, am 9. Juni ohne Kronblätter.

Es wurde wiederholt bemerkt, daß unter anderen Hemmungen auch Kleistogamie durch ungünstige Bedingungen erzielt werden konnte. Die Kleistogamie ging aber keineswegs stets mit Petalreduktion Hand in Hand, vielmehr fanden sich in vielen der künstlich geöffneten kleistogamen Blüten fünf wohlausgebildete Kronblätter. Einige Autoren vermuten, daß die apetale Form vollkommen kleistogam sei. So gibt Celakovsky (1881) an, daß er an einem Standort unter dreißig kleistogamen, apetalen Stellarien nur eine chasmogame mit schmalen Petala von halber Kelchblattlänge gefunden habe. Leider fehlt die Angabe, ob an dem betreffenden Tage, wie zu vermuten steht, bedeckter Himmel war. Die Stellarien, normale wie apetale, öffnen sich nur bei guter Beleuchtung. Verfasser beobachtete viele Stöcke, die ihre apetalen Blüten an hellen Tagen weit öffneten. Auch zeigten diese Pflanzen mitunter ein schönes, dunkles Grün, was Celakovsky's Angaben gleichfalls widerspricht. Vöchting's (1893) Frage, ob die Stellaria media β apetala Döll kleistogam oder chasmogam sei, kann also dahin beantwortet werden, daß auch diese Rasse, wenn sie wirklich als solche unterschieden werden soll, sich wie die andere verhält: bei hellem Licht öffnen sich die apetalen Blüten weit, bei Lichtschwächung wenig

oder gar nicht. Hin und wieder wurde beobachtet, daß frisch geschnittene und gepflanzte Stecklinge ihre Blüten während der ersten Tage trotz guter Beleuchtung nicht öffneten. Es liegt die Vermutung nahe, daß dies eine Folge der starken Schwächung war. Ist man gewillt, das Geschlossenbleiben der Stellaria als Kleistogamie zu bezeichnen, so kann das erwähnte Verhalten in Parallele gesetzt werden mit den Resultaten Goebel's (1904), der bei Impatiens, Capsella und Pisum durch schlechte Ernährung Kleistogamie hervorrief.

b) Durch gute Gesamternährung.

α) Reduktionen, die offenbar auf korrelativer Schwächung der Blüten bei gesteigerter vegetativer Entwicklung beruhen, kann man gelegentlich im Freien beobachten, z. B. wenn auf Komposthaufen wuchernde Stöcke regelmäßig begossen werden. Ganz ähnlich verhielten sich zahlreiche Pflanzen, 1123—1276, die im Frühjahr 1916 aus Samen gezogen wurden. Diese Samen waren von genau bestimmter Herkunft, teilweise von normalen, teilweise von apetalen Blüten. Die Keimpflanzen wurden schon im Februar in ein großes Mistbeet ausgepflanzt, das bei Frost bedeckt gehalten wurde. Es entwickelten sich durchweg gedrungene, fette, dunkelgrün gefärbte Pflanzen, die von Ende März an blühten. Die ersten Blüten waren regelmäßig, schon nach einer Woche aber reduzierte sich der Kronblattkreis ziemlich übereinstimmend bei allen, so daß hinfort stets ein bis fünf ungleiche, oft sehr kleine Kronblätter vorhanden waren. Normale und ganz apetale Blüten kamen selten vor. Andröceum und Gynäceum zeigten keine Reduktion, die Zahl der Samen war sogar reichlich.

β) Von einer, in einem steinigen Winkel zufällig wachsenden, normal-blühenden Stellaria wurden im April Stecklinge genommen (nichtblühende Seitenzweige) und einerseits ins freie Mistbeet, andererseits in Töpfe mit sandiger Erde gesetzt. Diese Töpfe wurden bis zum Rand ins Mistbeet eingegraben, um den Kulturen beider Art den gleichen Standort zu geben, gleiche Niederschlagsmenge usw. Die Stecklinge gingen an und blühten von Anfang Mai an normal. Die ausgepflanzten Exemplare entwickelten sich jedoch bald kräftiger, bekamen dickere Stengel und größere Blätter und zeigten vom 20. Mai an Unregelmäßigkeiten im Petalkreis. Seither blühten sie mit ein bis fünf ungleichen, oft winzigen Kronblättern, während die Topfstecklinge, die sich weniger stark entwickelten, stets normal mit fünf gleich großen Kronblättern von Kelchblattlänge blühten.

γ) Dieselben Reaktionen, nur schneller und intensiver, wurden in vielen hunderten von Fällen erhalten, wo Stellarien entweder als ganze Stöcke oder als Stecklinge vom Freiland ins Kulturhaus übernommen und dort unter guten Ernährungsbedingungen kultiviert wurden. Hierbei wurde in der Regel ein aus Nymphenburger- und Komposterde gemischter Boden verwendet, der zur besseren Auflockerung einen kleinen Zusatz groben Sandes erhielt. Die so gepflegten Pflanzen, denen natürlich reichlich Licht und Feuchtigkeit geboten wurde, veränderten sich übereinstimmend sehr bald im Habitus. Die Internodien wurden länger, steif aufgerichtet, statt wie im Freien mehr am Boden gelagert. Das Blattgrün wurde heller, oft ins Gelbliche spielend. Epipetale Staubblätter traten seltener auf. Die Kronblätter wurden schmäler, ungleichmäßiger und pflegten nach drei bis vier Wochen zu schwinden. Sie wurden zwar stets angelegt, blieben aber auf dem Primordialstadium stehen. Stöcke, die wochenlang nahezu apetal geblüht hatten, zeigten gelegentlich wieder ein bis fünf kleine Kronblätter. Verglich man Stellarien in diesem Zustand mit solchen in der freien Natur, so fiel sofort der üppige, geile Habitus oder Gewächshaus-Individuen auf. Stets fanden sich Exemplare, die ihre normalen Blüten länger behielten als die anderen. Stecklinge, die davon genommen wurden, reduzierten aber rasch. Während der Übergangszeit trug oft ein und dieselbe Pflanze Blüten verschiedener Ausbildung, z. B. Topf 238 am 7. April 1915:

$K_5C_4A_4G_3$
$K_5C_0A_3G_3$
K_5C_5 ungleiche A_4G_3, oder am 20. April:
K_5C_2 kleine A_3G_3
K_3C_5 mittelgroße A_4G_3
K_5C_3 winzige A_3G_3
K_5C_1 kleines A_5G_3
K_5C_2 kleine A_4G_3.

Eine in vielen Fällen gemachte Beobachtung ist die, daß die obersten Gipfel der — hoch aufgerichteten — Hauptachse reduzierte Blüten trugen, während die Blüten an den unteren Seitenzweigen noch ganz regelmäßig waren, z. B. Topf 582:

am 12. Juni unten: 5 große, regelmäßige Kronblätter,
oben: 4—5 mittelgroße, ungleiche;
am 15. Juni unten: 5 große,
oben: 1 kleines;
am 19. Juni unten: 5 große,
oben: 4 ungleiche, kleine.

Diese allgemeine Erfahrung muß noch dahin ergänzt werden, daß der beschriebene Unterschied zwischen oberen und unteren Blüten hauptsächlich dann eintrat, wenn die Pflanzen mit Stäben gestützt und zu senkrechter Haltung gezwungen waren. Sie wuchsen dann bis zur Höhe von mehreren Dezimetern über den Boden, wie es in freier Natur selten geschieht, die obersten Internodien streckten sich bedeutend, und es läßt sich denken, daß die Verlängerung des Weges, auf dem die Nährstoffe zu den obersten Blüten gelangen, die Ernährung ungünstig beeinflußt. In der Natur lagert sich die Pflanze mehr oder weniger am Boden, nur die vordersten Internodien sind erhoben, die den Boden berührenden Knoten bewurzeln sich oft, und so lange wurzellose Achsen wie im Gewächshaus kommen nicht vor. Läßt man Pflanzen so wachsen, unterbleibt auch die Reduktion der Gipfelblüten. Die Fähigkeit der Stengelknoten, sich zu bewurzeln, läßt sich übrigens steigern. Erhöht man nämlich die Luftfeuchtigkeit auf 90—95 %, so treten Wurzeln auch an den Knoten auf, die vom Boden 5 und mehr Zentimeter abstehen.

Bei allen diesen Versuchen wurden die Pflanzen auf einem guten mit Komposterde stark versetzten Boden gehalten. Dabei wurden Größe und Zahl der Samen nicht vermindert. Das Durchschnittsgewicht einer großen Zahl Samen (reif, lufttrocken) aus rein apetalen Blüten betrug 0,454 mg, während dasjenige von Samen aus normalen Freilandpflanzen 0,431 mg betrug.

Ein ganz ähnliches Verhalten zeigten die im Kulturhaus aus Samen gezogenen, auf gutem Boden wachsenden Stellarien. Ihre ersten Blüten waren stets normal. Nach einiger Zeit, am ehesten im Sommer, trat Reduktion des Petalkreises ein. In den Primärblüten traten auch epipetale Staubblätter am häufigsten auf. Es wurde eine lange Reihe von Aussaaten gemacht, um zu ermitteln, ob die Samen aus verschieden gearteten Blüten verschieden blühende Pflanzen ergeben. Zu diesem Zweck wurde Same einerseits aus den normalen Blüten der Freilandstellarien, andererseits aus apetalen Gewächshausblüten geerntet und ausgesät. Ein Unterschied war nicht zu bemerken. Die im Gewächshaus aufgegangenen und weiter kultivierten Pflanzen wurden ausnahmslos apetal, wenn auch nach sehr verschiedenen Zeiten. Die im Freiland auf bestem Boden erzogenen Keimlinge zeigten die oben unter b *α*) geschilderten Reduktionen. Die auf schlechtem Boden erzogenen blühten normal, gleichviel ob sie von normalen oder apetalen Blüten abstammten. Hiermit stimmen gut überein die Ergebnisse von Kulturversuchen, die Groß mit Samen von natürlich vorkommender Stellaria

pallida angestellt hatte. Es sei schon hier bemerkt, daß nach diesen wie nach meinen Versuchen die apetalen — und ebenso die zehnmännigen — Formen nicht als eigene Arten unterschieden, sondern höchstens als Standortsmodifikationen aufgefaßt werden können. Herr Professor Groß hatte die Güte, mir seine Resultate schriftlich mitzuteilen. „Das Hauptergebnis ist, daß sich pallida auf gelockertem, mäßig feuchtem und mäßig besonnten Boden schon in der ersten Generation zu typ. media zurückzubilden begann.“ Es geht daraus hervor, daß Stellaria media in freier Natur dann apetal vorkommen kann, wenn die entsprechenden Bedingungen andauernd darauf einwirken. Übereinstimmend geben alle Floristen für Stellaria pallida ein gleiches Milieu an: viel Sonne, Steine, leichte Durchhitzung und Austrocknung des Bodens usw. So schreibt Groß: „Ich fand auch in der Pfalz pallida an zwei Stellen, und zwar wieder nur auf hartem, sonnigem Boden bei Dürkheim und bei Freinsheim. In den kräftig gedüngten Weinbergen der Pfalz ist media überaus häufig mit mehr als fünf und sehr oft mit zehn Staubblättern zu beobachten, ohne daß m. E. diese Pflanzen zu neglecta zu stellen sind.“ Da auch ich zehnmännige Stellarien, aus dem Freien geholt und den oft geschilderten Bedingungen unterworfen, zur Reduktion brachte, steht zu vermuten, daß alle diese Unterarten, von neglecta bis pallida bzw. apetala nur als Standortsmodifikationen einer einzigen Art aufzufassen sind. Das gleiche gilt von den zahllosen Unterarten, die Béguinot aufgestellt hat (1910). Fanden sich doch oft die Charakteristika mehrerer solcher Unterarten auf einem Stock vereinigt.

Während also bei Unterernährung der ganzen Pflanze alle Blütenkreise reduziert werden konnten, erstreckte sich die Hemmung bei überernährten meist nur auf den Petalkreis. Ja es zeigte sich in diesem Falle oft eine gewisse Üppigkeit der anderen Kreise. So wurden z. B. von den Töpfen 143, 153 und 154, welche im Gewächshaus besonders rein apetal blühten, Stecklinge genommen und in guter Erde unter Zusatz von Nährsalzen kultiviert. Dabei zeigte sich, daß wohl gelegentlich ein bis zwei Kronblätter auftraten, doch kaum öfter als an den Mutterpflanzen und anderen apetalen auch. War nun auf diese Weise eine Kräftigung des Petalkreises nicht zu erzielen, so traten in den anderen Kreisen sehr auffällige Veränderungen auf. Die Kelchblattzahl begann zwischen vier und sechs zu schwanken. Epipetale Staubblätter, die sich nur an den ersten Blüten der Mutterpflanze gezeigt hatten, wurden wieder öfter bemerkt, meist ohne zugehöriges Kronblatt. Am auffallendsten war aber das Auftreten von zwei, vier, ja sieben

Fruchtblättern. Es folgt hier eine Reihe von Blütenformeln aus dieser Periode:

$K_4 C_1 A_{1+5} G_4$
$K_5 C_0 A_{2+5} G_3$
$K_4 C_0 A_4 G_2$
$K_6 C_0 A_6 G_3$
$K_6 C_1$ rudimentär $A_{1+5} G_3$
$K_6 C_1$ rudimentär $A_{1+5} G_4$
$K_5 C_0 A_5 G_7$!

Die Samenzahl betrug meist über neun. Ferner traten zahlreiche Mißbildungen auf. Öfters verwuchsen zwei Blüten auf einem Stiel mehr oder weniger eng zu einer Blüte.

Bei den Stellarien dieser Gruppe wurde auch eine Variation in der Zahl der Wirtelglieder beobachtet. Eine größere Anzahl Kulturen wurde bis auf die alleruntersten Stengelteile beschnitten zu einer Zeit, da die Pflanzen ihre ersten Blüten öffneten. Nach einiger Zeit, indes die Pflanzen im Gewächshaus bei guter Helligkeit, Wärme und Feuchtigkeit blieben, wurde bemerkt, daß die aus den Blattachseln in großer Zahl gewachsenen neuen Sprosse zum Teil dreizählige Wirtel trugen. Später gingen alle diese wieder zur Zweizähligkeit über, wobei meist der erste bzw. unterste der zweizähligen Wirtel eine Übergangsbildung zeigte. Das eine der beiden Blätter hatte nämlich zwei Mittelnerven und zwischen denselben eine taschenartige Vertiefung, so daß es wie aus zwei Blättern verwachsen schien. Offenbar waren durch das totale Beschneiden der Stöcke nicht nur die unteren Achselknospen von allen Entfaltungshemmungen befreit, sondern auch von der intakten Wurzel her mit einem solchen Überschuß von Baustoffen versehen worden, daß statt der normalen zwei- die dreizähligen Wirtel gebildet wurden. Diese vegetative Abundanz gab sich auch darin zu erkennen, daß die Sprosse erst nach Bildung einer längeren Reihe von Laubblattpaaren zum Blühen schritten, während umgekehrt oft beobachtet wurde, daß Achselknospen unmittelbar aus der Achsel blühten, wenn das vegetative Wachstum des Stockes z. B. durch Wassermangel stark gehemmt war.

Dieses Dreizähligwerden der Wirtel wurde im April beobachtet. Leider wurden die betreffenden Kulturen bald darauf irrtümlich weggeworfen, auch kein Same davon aufgehoben. Die Erscheinung konnte hinfort an normalen Kulturen nicht mehr beobachtet werden. Um sie wieder hervorzurufen, versuchte ich nochmals die gleichen Umstände zu schaffen, unter denen die Dreizähligkeit vordem aufgetreten war. Es wurden 32 Aussaaten nebeneinander gemacht. Das vegetative

Wachstum der aufgehenden Pflänzchen wurde möglichst begünstigt. Zu einer Zeit, wo eben die ersten Blüten gebildet wurden, wurde alles bis auf die untersten Stengelteile beschnitten. Unter den neu austreibenden Achselknospen fand sich auch ein Zweig, der einen dreiblätterigen Wirtel trug, ober- und unterhalb davon aber nur zweizählige. Es sollen bis zu sechszählige Wirtel vorkommen (Hegi). Beobachtungen über drei- und mehrzählige Wirtel bei anderen Caryophyllaceen liegen zahlreich vor. So nach Rohrbach (1868) bei Silene linicola, Dianthus barbatus, nach Schimper (ibid. cit.) auch bei Silene nutans.

Da es von Wichtigkeit schien, die Frage nach der Vererbbarkeit der Blütenreduktionen von Stellaria media endgültig zu entscheiden, wurden Samen genau bestimmter Blüten geerntet, ausgesät, und die Keimpflanzen zum Teil im Gewächshaus, zum Teil im Freien erzogen. Parallel dazu wurden die gleichen Versuche gemacht mit Samen, der von normalblühenden Freilandpflanzen stammte. Um das Resultat vorwegzunehmen, sei bemerkt, daß ein Einfluß der speziellen Beschaffenheit der Mutterblüten auf diejenige der Abkömmlinge in keinem Fall festgestellt werden konnte. Die im Kulturhaus auf gutem Boden gezogenen Stellarien reduzierten den Petalkreis früher oder später sämtlich. Solche, die länger normal blieben als die anderen, fanden sich unter den Abkömmlingen sowohl der apetalen wie der normalen. Es waren das meist die weniger üppig entwickelten Exemplare, so daß auch hier die verschiedene Persistenz eine Folge der Zufälligkeiten der Ontogenese zu sein scheint. Übereinstimmend schritten auch die im Freiland auf gutem Boden unter häufiger Bewässerung wachsenden zur Petalreduktion, die aber selten zur völligen Apetalie gelangte. Solche scheint im Freien schwer zu erzielen zu sein. Drittens endlich blühten auf magerem, trockenem Boden im Freiland alle Stellarien normal. Auch die Samenzahl schien sich nicht nach den Eigenschaften der Eltern, sondern nur nach den Ernährungsverhältnissen zu richten. Auf Komposterde gab es stets mehr und größere Samen (10—16) als auf stark sandigem, trockenem Boden (6—12). Hier sei auch bemerkt, daß die Kulturhauspflanzen sich stets selbst bestäubten. Für die im Freiland kann nicht garantiert werden, doch ist Selbstbestäubung sicher die Regel. Blüten, die wegen trüben Wetters nie geöffnet waren, gaben stets und gleich viel reifen Samen. Bateson (1887) meint, Stellaria media sei „not invariably self-fertilized", da sie gelegentlich von Insekten wegen ihres Honigs besucht werde. Parallelversuche mit selbstbestäubten und künstlich gekreuzten Blüten ergaben ein

kleines Plus für die gekreuzten in bezug auf Samenzahl und -größe, auch auf Größe und Gewicht der von gekreuzten abstammenden Tochterpflanzen. Offenbar aber kann die Pflanze auf Selbstbestäubung ohne großen Schaden verzichten.

Von den zahlreichen Generationenketten sei nur eine wiedergegeben.

Kultur 81, gewachsen auf guter Erde in einem Warmhaus, blühte vom 28. Februar 1915 bis 12. Mai, seit 24. März fast apetal. Der am 10. April geerntete Same einer Blüte mit K_5C_1 kleines A_3G_3 wurde ausgesät als

Kultur 540—544. Gewächshaus, gute Erde. Blüte anfangs normal, ab Mitte Juni ganz apetal. Samen solcher Blüten wurden ausgesät als

Kultur 859—864 unter gleichen Bedingungen. Erste Blüte am 27. Juli normal mit $K_5C_5A_{3+1}G_3$. Anfangs August Beginn der Petalreduktion. Samen fast apetaler Blüten aufgehoben und im Frühjahr 1916 ausgesät als

a) Kultur 1246—1254 (Freiland, Mistbeet, feucht). Blüte zunächst normal, seit Ende April Petalreduktion, aber keine Apetalie. Große, üppige Pflanzen.

b) Kultur 1255—1271 (Freiland, Kies, mit lehmigem Sand, trocken). Blüte stets normal, Pflanzen wie Blüten kleiner als bei vorigen.

3. Rückgängig gemachte Blütenreduktionen.

Weit schwieriger als die Herbeiführung der Reduktionen gestaltete sich die Rückgängigmachung derselben. Mannigfache Versuche, die in dieser Richtung angestellt wurden, schlugen fehl. So gelang es nicht, während der Monate Mai bis August die im Gewächshaus apetal gewordenen Stellarien durch Auspflanzen ins Freiland wieder normal zu machen. Die Pflanzen gingen ein, sobald man sie den natürlichen Bedingungen schutzlos preisgab. Noch weniger glückte es mit Stecklingen. Bessere Ergebnisse wurden erzielt, in den Frühjahrsmonaten, in denen auch sonst Stellaria media am frischesten ist.

Ende März wurden einige apetal blühende Gipfel als Stecklinge in das Mistbeet gesetzt, wo sie, fast stets unter freiem Himmel wachsend, bald ihren Habitus änderten. Die langen, steif aufgerichteten Internodien der Gewächshauspflanze wurden kürzer, und lagerten sich am Boden. Die Laubblätter wurden kleiner und saftiger. Die Blüten zeigten Mitte April kleine Kronblatt-Spitzchen, Anfang Mai drei bis fünf ansehnliche Kronblätter. Es war also in den relativ kühlen Frühjahrsmonaten gelungen, die Petalreduktion rückgängig zu machen. In

diesem Zustand verharrten die Pflanzen längere Zeit, bildeten viele ganz normale Blüten, erstarkten dann namentlich vegetativ immer mehr, wurden sehr üppig und zeigten allmählich wieder Petalreduktion (Juni). Die Vermutung liegt nahe, daß die Apetalie dieser Stellarien durch einseitige Begünstigung des vegetativen Wachstums hervorgerufen war. Die gleiche Ursache liegt offenbar vor, wenn man, wie oft getan, die Pflanzen bei reichlicher Feuchtigkeit, leicht geschwächter Beleuchtung (Verglasung des Gewächshauses) und guter Ernährung mit Bodensalzen kultivert. Sie pflegen dann geil und üppig aufzuwuchern. Bringt man sie, nachdem sie durch vegetative Üppigkeit ihre Blüten korrelativ reduziert haben, ins freie Land, so wird durch die Stecklingsentnahme oder unvermeidliche Wurzelbeschädigung eine Schwächung herbeigeführt, die im Verein mit hellerem Licht und größerer Trockenheit die Blütenbildung begünstigt, — bis die im fetten Boden rasch erstarkende Pflanze wiederum in starkes Vegetieren gerät. Mit dieser Deutung stimmt auch folgender Versuch gut zusammen.

Am 17. Juli 1915 hatte Topf 667 lauter apetale Blüten. Die Pflanze wurde nun in einen neuen Topf mit frischer Erde gesetzt, wobei eine Beschädigung des reichen, am Ton klebenden Wurzelsystems nicht zu vermeiden war. Am 25. Juli zeigten sich Blüten mit vier bis fünf Kronblättern. Die Pflanze blühte normal bis Anfang August, worauf wieder Apetalie eintrat.

Es ist hier zu bemerken, daß die Gewächshausstellarien zwar im allgemeinen ein helleres Grün aufwiesen als die im Freien wachsenden. Andererseits waren aber gerade bei apetalen Stöcken oft die Laubblätter tief dunkelgrün gefärbt. Das entspricht durchaus dem üppigen vegetativen Ernährungszustand, der in solchen Fällen die Apetalie hervorgerufen hatte. Celakovsky meinte seinerzeit (1881), die Apetalie sei mit gelbgrüner, blasser Farbe des Laubes gepaart.

Interessant war das Verhalten der unter 2. a) α) erwähnten, mit Sand gefüllten Schalen, auf denen im ganzen etwa 100 Stellarien nahezu apetal blühten. Zwei dieser Schalen wurden Mitte April ins Freie gebracht. Darauf gingen die meisten Pflanzen ein. Die übrigen blühten reduziert weiter. Auch Übergießen mit Nährsalzlösung blieb ohne ersichtlichen Einfluß. Als Letztes wurde versucht, die Pflänzchen in gute Erde umzupflanzen. Sie hielten das jedoch, offenbar wegen zu großer Schwäche, nicht aus. Nur eine kam fort und entwickelte sich im Laufe von drei Wochen zu einer gesunden Pflanze, die noch heute (Mitte Juni) normale Blüten trägt.

Zum Schlusse sei das Verhalten einiger Töpfe erwähnt, die im April und Mai apetal geblüht hatten. Sie wurden dann zum Wegräumen beiseite gestellt und nicht mehr gepflegt. Anfang Juni, als sie bereits teilweise verdorrt und abgestorben waren, erhielten sie zufällig wieder Begießung. Sie erholten sich nun zum Teil und blühten mit kleinen, ganz normalen Blüten weiter. Hier hatte das Austrocknen die vegetative Kraft gründlich geschwächt und deren auf die Blüten ausgeübte Hemmung beseitigt.

Zusammenfassung der Ergebnisse des Experiments.

In den Blüten von *Stellaria media* variiert die Staubblattzahl in ziemlich weiten, die Zahl der Fruchtblätter und Samenanlagen in ziemlich engen Grenzen. *Diese* Variabilität ist eine der Pflanze eigene, erbliche Eigenschaft, die im einzelnen Falle auf Wirkungen äußerer Bedingungen nicht unmittelbar zurückgeführt werden kann. Neben dieser Variabilität zeigt die Stellariablüte häufig *Reduktionen* derart, daß die Kronblätter gehemmt, bisweilen auch Staubblätter und Samenanlagen vermindert bzw. funktionsuntüchtig werden. Diese Reduktionen sind von äußeren Bedingungen abhängig. Sie werden einerseits durch starke Unterernährung der ganzen Pflanze, andererseits korrelativ durch Begünstigung der vegetativen Entfaltung hervorgerufen. Im letzteren Falle wird meist nur der Kronstaubblattkreis reduziert. Alle Reduktionen treten mit quantitativen Unterschieden an allen Stellarien auf und können rückgängig gemacht werden.

In der freien Natur scheint sich Stellaria mit dem Komplex der natürlichen Bedingungen, der durch lange Zeiträume gleichförmig gewirkt hat, derart im Gleichgewicht zu befinden, daß Blüten mit der Formel $K_5C_5A_3G_{\underline{(3)}}$ gebildet werden. Daß es sich um ein Gleichgewicht handelt, sieht man an dem sofortigen Eintritt veränderter Bildung, sobald gewisse Faktoren des Bedingungskomplexes künstlich verändert werden.

Was die an natürlichen Standorten vorkommenden apetalen Stellarien betrifft, so dürfte die Reduktion derselben teilweise auf akkumulierender Wirkung schlechter Ernährung beruhen, teilweise auch darauf, daß diese Pflanzen einem öfteren schroffen Wechsel von Feuchtigkeit und üppigem Vegetieren einerseits, starker Besonnung und Trockenheit andererseits ausgesetzt sind. Nach Angabe der Floristen sind die Standorte der Varietät *apetala* ähnlich beschaffen. Es sind dies die gleichen Bedingungen, die auch im Gewächshaus die Apetalie begünstigen.

II.

In der nun folgenden Schilderung der Blütenentwicklung der einzelnen Caryophyllaceen-Gattungen werden nur die Merkmale erwähnt, die für die phylogenetischen Erwägungen von Bedeutung sind, und von sonstigen Beobachtungen nur die, durch welche frühere Angaben berichtigt werden.

Bei den

typischen Alsineen

schließt, wenn genügend Laubblattwirtel gebildet sind, eine Gipfelblüte den Sproß ab. Macht man einen Querschnitt so, daß die Achse der Blüte samt den beiden Vorblättern und den zugehörigen Achselsprossen getroffen wird (Fig. **1**), so sieht man, daß die Vorblätter V und die zugehörigen Achselsprosse a, von denen in der Figur nur die undifferenzierte, unterste Partie getroffen ist, ungleich sind, und daß die Achse der Mittelblüte A nicht in der Mitte liegt, sondern gleichsam von den beiden Achselsprossen einseitig hinaus gedrückt ist. Dasselbe, aber höher geschnitten, zeigt Fig. **2**. Am Stengel S entspringt aus der Achsel des Blattes B die Blüte A, die von ihren Vorblättern v und deren Achselsprossen a einseitig hinausgedrückt ist. Auf der hinausgeschobenen, breiteren Seite entsteht Kelchblatt *1* schräg oberhalb des α-Vorblattes v_1. Diese Reihenfolge der Anlagen am Vegetationspunkt: α-Vorblatt v_1, β-Vorblatt v_2, Kelchblatt *1* ist durchaus verständlich. An den Blütenzweigen ist der β-Achselsproß stets der geförderte. Verbindet man im Diagramm die geförderten Achselsprosse, so erhält man eine Zickzacklinie (punktiert). Der subordinierte. geförderte Achselsproß kommt abwechselnd rechts und links zu liegen, worin sich Wickeltendenz offenbart. Das Kelchblatt *1* einer Achselsproßblüte liegt immer abgewendet 1. von der übergeordneten Abstammungsachse, 2. vom eigenen β-Vorblatt. Kelchblatt *2* liegt dann gegen die Abstammungsachse hin. Damit ist der Drehungssinn der Kelchspirale festgelegt. Obwohl diese nach $^2/_5$ fortschreitet, sind die Öffnungswinkel der Sektoren ungleich. Kelchblatt *1* und *3* stehen sich meist näher, als das Schema erlaubt, Kelchblatt *4* und *5* haben Neigung zu transversaler Stellung, rücken also von Kelchblatt *2* mehr als je 72° ab. Entsprechend den Vorblattverhältnissen läuft die Kelchspirale bald rechts, bald links herum. Nach Anlegung der Kelchblätter erscheinen gleichzeitig die fünf Kronblätter als sehr sanft gewölbte Höcker. Gleich darauf werden die Primordien der Kelchstaubblätter sichtbar. Die vor den jüngsten Kelchblättern treten zuerst auf. Der Vorsprung ist aber nur klein. Deutlich ist dagegen, daß das Primordium des vor Kelchblatt *4* stehenden Staubblattes immer größer und dicker aussieht als

Fig. 1, 2. Stellaria media, Sproßquerschnitte halbschematisch. 3—6. Cerastium arvense, mediane Längsschnitte junger Blüten. 7—16. Diagr. von Stellaria media.

das vor Sep. 5, dieses wieder größer als die übrigen. Später gleichen sich die Größenunterschiede wieder aus. Die genannten Staubblätter gehen nach meinen Beobachtungen an Stellaria media den übrigen im Ausstäuben nicht selten voraus. Nach Anlegung der Kelchstamina geschieht folgendes: die Einsattelung (in Fig. 3 durch einen Pfeil gekennzeichnet), mit der die Petalprimordien nach oben in den Blütenboden übergehen, verflacht sich, hebt sich (Fig. 4), und es erscheinen unmittelbar über den Kronblättern, aber unter- bzw. außerhalb der Kelchstaubblätter die fünf Primordien der Kronstaubblätter. Payer hat dies sehr gut beobachtet. Er beschreibt den für Alsineen so typischen Vorgang, wie das dicht über dem Petalum stehende Staubblatt allmählich größer wird, bis „à un certain moment, les étamines sont plus grosses que les pétales et disposées de tel façon que le pétale ne semble plus qu'un bourrelet extérieur né sur cette étamine". Vgl. hierzu Fig. 3—6. Mikrotomschnitte von solchen Stadien lehren, daß zu der Zeit, wo die Kronblätter angelegt werden, das darüber befindliche Gewebe des Blütenbodens weder nach Form, noch nach Inhalt der Zellen Andeutungen von epipetalen Staubblättern zeigt. Von einer Entstehung der beiden, so eng gepaarten Glieder aus einem Primordium kann keine Rede sein. Nach den Kronblättern werden erst die Kelchstaubblätter angelegt und ziemlich weit differenziert. Dann erst erscheinen die Kronstaubblätter. Anzeichen für ontogenetisches Dédoublement fehlen vollständig. — Die Kronblätter bleiben lange sehr klein und strecken sich erst kurz vor Öffnung der Blüten. Bei den häufig vorkommenden apetalen Formen unterbleibt die Streckung, nie aber die Anlegung. — Erst nachdem die Staminalprimordien alle sichtbar sind, erscheinen die Fruchtblätter, die meist, aber nicht immer, mit den Kelchstaubblättern alternieren. Was die weitere Entwicklung des Fruchtknotens anlangt, so ist den Ausführungen Schäfer's (1890) nichts hinzuzufügen. Die Fruchtblätter treffen sich mit ihren Rändern, die als Scheidewände bis zur zentralen Erhebung der Blütenachse reichen; mit dem Wachstum der Fruchtblätter laufen auch die Scheidewände höher am Zentralkegel hinauf, oberhalb derselben ragen sie schließlich frei vom Rande herein, ohne sich zu treffen. Die Samenanlagen treten an den äußersten Rändern der Fruchtblätter auf, oben beginnend, zwei Reihen in jedem Fach. Die Scheidewände werden später aufgelöst usw.

Malachium aquaticum.

An dieser Pflanze läßt sich besonders deutlich die Entwicklung der alternisepalen Blütensektoren verfolgen (Fig. 17 und 18). Schon

Payer schildert und zeichnet anschaulich, wie die Kelchstamina zuerst erscheinen, stets größer sind und weiter innen stehen als die Kronstamina. Der Zeichnung (Pl. 73, Fig. 6) ist auch zu entnehmen, daß die Staubblätter vor den jüngsten Kelchblättern gefördert sind und in der Entwicklung den anderen vorauseilen. Vergegenwärtigt man sich, daß dem zuerst erscheinenden höchsten Staubblatt vor Sep. 5 die anderen in absteigender Spirale folgen, daß sodann die noch tiefer stehenden Kronstaubblätter erscheinen, so ergibt sich für diese typischen Caryophyllaceen eine basipetale Entwicklung des Andröceums.

Schumann konnte sich wegen der Insertionshöhe der Staminalkreise nicht entscheiden. Er meinte, daß die epipetalen Stamina höher stehen als die episepalen. Jedenfalls aber bilden, wie er sagte, die großen episepalen Primordien die Kontakthöcker und bedingen die epipetale Lage der Fruchtblätter (1889). Es ist hierbei nicht verständlich, wie die Kelchstamina die Kontakthöcker für die Fruchtblätter bilden können, wenn sie doch tiefer stehen als die Kronstamina. Nachprüfung ergab, daß die Fruchtblätter über den Kronblättern stehen, also in diesem Falle mit dem innersten Staminalkreis, den Kelchstaubblättern, alternieren; vgl. hierzu auch Payer, Pl. 73, Fig. 10.

Es kommen auch weibliche Blüten vor, in denen das Andröceum verkümmert; vgl. Schulz (1888/90).

Stellaria graminea und Stellaria holostea

lassen in der Blütenentwicklung Abweichungen vom Normalen kaum erkennen. Die Petalprimordien sind unscheinbarer als bei Malachium, und die scharfe Furche zwischen ihnen und den zugehörigen Kronblättern tritt später auf. Das von der Fünf- auf Dreizahl reduzierte Gynäceum besteht gelegentlich aus vier Fruchtblättern. Sabransky (1910) gibt eine Stellaria graminea f. micropetala an, die durch Reduktion eingeschlechtig und kleinblütig geworden sei. Auch Schulz (l. c.) fand, daß die Blüten mit sterilem Andröceum kleiner sind als die normalen. Wichtig scheint die Beobachtung, daß oft nur die Terminalblüte und die Primanblüten der Dichasien normal, die späteren aber weiblich sind. Die Beobachtung, daß die ersten Blüten die kräftigsten sind, während später leicht Reduktionen eintreten, wurde auch an anderen Caryophyllaceen gemacht. Bei Stellaria holostea wird eine f. apetala angegeben (Hegi III), auch das Vorkommen kleinerer, weiblicher Blüten.

Stellaria media.

Die Blütenentwicklung verläuft durchaus typisch. Von den Blütenvariationen war im ersten Teil schon ausführlich die Rede. Fig. **7—16** zeigen außer dem Normaldiagramm 7 eine Reihe stark abweichender. Die Zahl der Kelchblätter schwankt zwischen vier und sechs. Im Fall der Vierzähligkeit stand das erste Kelchblattpaar median. Bei sechs Kelchblättern stand stets ein beiderseits deckendes vor der Achse, im übrigen herrschte aber keine Regel. Oft gab es rein absteigende Deckung wie in Fig. **9** und **10**, oft schien der Kelch aus zwei dreizähligen Wirteln zu bestehen, meist lag eine Spirale mit sechs ungleichen Sechsteln vor. Auffällig war es, wenn das sechste Blatt wieder vor das erste fiel, wie in Fig. **15**. Die verschiedenen Kelchformen üben auf die Kelchstaubblätter einen richtenden Einfluß aus. Letztere werden entweder auch vier- bzw. sechszählig oder sind im Fall der Minderzähligkeit den jüngeren Kelchblättern streng superponiert. Man erkennt daran, daß Kelchblatt und Kelchstaubblatt hier im Sinne Goebel's (1911) gepaart sind. Die gleiche Paarung besteht, wie nebenbei bemerkt sei, auch in den Petalsektoren. Kronblätter und Kronstaubblätter sind sehr genähert, streng superponiert und neigen zu gemeinsamem Schwinden. Hingegen greifen die Änderungen in den Zahlen der Kelchblätter nur selten auf die Petalsektoren über, wie Fig. **11** und **12** beweisen.

Die Zahl der ausgebildeten Kronblätter in normalen, pentameren Blüten pflegt zu schwanken, sobald die Pflanzen dem Zustand der Apetalie zuneigen. Auch bei den sogenannten apetalen Blüten werden alle Petala angelegt. Obwohl sehr viele Blüten untersucht wurden, konnte keine Norm gefunden werden, nach der gewisse Petala bei Abort persistieren oder vorangehen. Vielmehr finden sich regellos alle Hemmungsstadien. Anders bei den Kelchstamina. Hier bleiben im Fall der Minderzähligkeit die vor den jüngeren Kelchblättern stehen. Da es meist drei sind, stehen sie also vor Sep. 5, 4 und 3. Eichler (1875/78) gab eine Stellaria media mit trimerem Andröceum wieder, bei der die Staubblätter vor 5, 4 und 1 stehen. Das ist ein von mir nicht beobachteter, jedenfalls sehr seltener Fall. Daß gerade die genannten Staubblätter persistieren, stimmt überein mit der Tatsache, daß sie die höchsten und ersten sind. Einen Einfluß auf die Stellung der Petala üben die Staubblätter noch nachträglich aus. Da sie nämlich viel schneller wachsen und an basalem Umfang zunehmen als die Kronblätter, werden die Räume zwischen den Kronblättern ungleich. An den Stellen, wo oberhalb ein Staubblatt eingeschaltet ist, also vor

Sep. 5, 4 und 3, werden die Kronblätter auseinander gedrängt; dafür rücken sie vor Sep. 1 und 2 scheinbar näher zusammen. Noch in der fertigen Ausgestaltung der geöffneten Blüte ist diese Verschiebung der Kronblätter oft deutlich sichtbar und verleiht der Blüte ein etwas dorsiventrales Gepräge.

Bisweilen wurden Mitteldinge zwischen Staubblatt und Petalum beobachtet. An einer Blüte, die nur vier Kronblätter hatte, fand sich an der Stelle des fünften ein Gebilde, wie in Fig. **19** wiedergegeben. Im unteren Teile hatte es ein von Honigdrüsenhöckern flankiertes, typisches Filament. In der Höhe, wo bei einem normalen Staubblatt die Antheren gesessen hätten, gabelte sich das Gebilde in zwei ungleiche, weiße Lappen von ausgesprochenem Kronblattcharakter. An der Außenseite der Lappen war je ein länglicher Abschnitt von der roten Färbung, wie sie die fast reifen Antheren haben. Bei mikroskopischer Untersuchung fand sich, daß die roten Abschnitte Pollensäcke waren; die Verdickungen des Endotheciums waren deutlich zu sehen. In einem kürzeren Ast waren reife Pollenkörner, im anderen nicht. Die übrigen weißen Teile der Lappen waren petalartig gebaut, mit etwas papillöser Vorwölbung der Zellen usw.

Bei minderzähligem Andröceum finden sich zuweilen Rudimente der fehlenden Staubblätter in allen Stadien, vom einfachen Höcker bis zum großen Staminodium, bei dem nur der Pollen in den Antheren steril ist. In der Regel aber werden die fehlenden Staubblätter gar nicht angelegt, worin ein großer Unterschied gegenüber den stets angelegten, aber oft nicht weiterwachsenden Kronblättern besteht. Fig. **20** zeigt die Ansicht auf eine junge Blüte, die dem apetalen Steckling 143 angehörte. Man sieht über den Kelchblättern *s* alle fünf Kronblätter *p* angelegt, darüber nur die drei Kelchstaubblätter *st*; die Fruchtblätter sind noch nicht sichtbar. Andere Entwicklungsstadien sind in Fig. **21** bis **23** abgebildet.

Die Zahl der Fruchtblätter schwankt nach meinen Beobachtungen zwischen zwei und sieben, beträgt aber meist drei. Ihre Stellung wird in den kerkömmlichen Diagrammen richtig angegeben, ist aber nicht starr festgelegt. Eine Spitze des stumpfen Fruchtknoten-Dreiecks ist bald genau gegen Sep. 2, d. h. gegen die Achse hin gerichtet, bald schief dazu, bald mehr gegen Sep. 1 hin. Allgemein für alle Alsineen mit trimerem Gynäceum kann nur gesagt werden, daß die Fruchtblätter den beiden vor Sep. 5 und 4 stehenden — also höchsten und ersten — Staubblättern auszuweichen scheinen. Damit soll nicht behauptet werden, daß die Stellung der Karpelle durch die der Staubblätter bestimmt

Fig. 17, 18. Malachium aquaticum. 19—25. Stellaria media; 19 Staubblattmißbildung; 20 junge Blüte von oben; 21—23 von der Seite; 24, 25 Querschnitte durch die Antherenwand. 26. Sagina apetala; *s* Kelchblatt, *p* Kronblatt, *st* Kelchstaubblatt, *Sp* Kronstaubblatt.

werde. Eher ist anzunehmen, daß die einen so wichtigen und zentralen Teil der Blüte bildenden Fruchtblätter schon vor ihrem sichtbaren Auftreten durch Momente stofflicher Natur, z. B. Nährstoffkonzentration, gewissermaßen ihren Platz belegen und die ihnen zunächst stehenden Staubblätter zum Ausweichen zwingen; dies sind aber die Stamina vor Sep. 5 und 4.

In die Kelchblattsektoren können die Fruchtblätter nicht einbezogen werden, da, wie die Diagramme 7—16 lehren, die Kelchblätter weder bei normaler, noch bei anormaler Zahl und Stellung auf die Fruchtblätter einen richtenden Einfluß haben.

Es muß hier kurz auf die Schilderung der Blütenentwicklung eingegangen werden, die Schumann (1890) für Stellaria media gab. Hiernach entstehen zuerst fünf Kelchblätter, dann keine Petala, dann je ein Staubblatt-Primordium vor Sep. 5 und 4, dann paarige Gebilde vor den drei übrigen Kelchblättern. Das Primordienpaar vor Sep. 3 sei ungleich groß, der größere Höcker werde zum dritten Staubblatt, den kleineren aber wie die vor Sep. 2 und 1 stehenden Primordienpaare verliere man aus den Augen, bis man merke, daß sie zu Kronblättern geworden sind . . . „nachdem einmal die ersten Kalotten vor Sep. 4 und 5 aufgetreten sind, können nach dem herrschenden Arrangement Blumenblätter nicht in Alternanz mit den Kelchblättern angelegt werden"... „die Blumenblätter würden nur dann auftreten können, wenn durch eine radiale Dehnung im Blütenboden zwischen dem Kelche und dem Andröceum ein Raum für sie geschaffen würde" . . . „die Blüten können auch nicht durch in der Vorstellung existierende Verschiebungen oder anderweitige Korrekturen auf das Caryophyllaceen-Diagramm zurückgeführt werden". Die Behauptung, die Kronblätter entstünden ursprünglich episepal und nach den ersten Staubblättern, erregt gewiß Staunen. Offenbar hat Schumann eine normale Blüte mit trimerem Andröceum untersucht. Er übersah, daß die fünf Kronblätter unmittelbar nach den Kelchblättern und mit ihnen alternierend entstehen. Dies ist allerdings wegen der Kleinheit und Flachheit der Petalprimordien nicht leicht zu sehen, leichter bei Blüten der nächstverwandten Gattungen. Dagegen sah der genannte Autor richtig die absteigende Entwicklung des Andröceums, wenn er angibt, daß die Staubblätter vor Sep. 5 und 4 höher stehen und größer sind als das vor Sep. 3. Zu seinem Irrtum betreffs der Petalentstehung mag ihn auch die Tatsache verführt haben, daß der Blütenboden kein regelmäßiges Fünfeck darstellt, und daß, wie oben erwähnt, die drei Kelchstamina durch ihr schnelles Wachstum die Kronblätter etwas zur Seite drängen. Schu-

mann würde seinen Irrtum sofort selbst gemerkt haben, wenn er Blüten mit vier oder fünf Staubblättern untersucht hätte. Denn wie in diesen Fällen die Blütenentwicklung dem zitierten Schema folgen könne, ist nicht ersichtlich.

Weiter sei hier eine Beobachtung verzeichnet, die zwar mit dem Thema der Abhandlung nichts zu tun hat, aber dennoch Interesse verdient. Bei der Entwicklung der Antheren stellen die Zellen des Exotheciums zu einem gewissen Zeitpunkt das tangentiale Wachstum ein. Sie werden durch die mächtig wachsenden Zellen des Endotheciums mehr oder weniger voneinander getrennt (Fig. **24** und **25**) und namentlich gegen Ende hin so unansehnlich, daß es aussieht, als sei das Endothecium die äußerste Schicht. Vielleicht handelt es sich bei Struthanthus, wo Goebel (1911) getrennte Exotheciumzellen bemerkte, um einen gleichen Hergang der Entwicklung.

Cerastium.

Von dieser Gattung wurden Cerastium triviale und Cerastium arvense untersucht. Die Blütenentwicklung verläuft normal, den trefflichen Zeichnungen in Payer's Organogénie ist nichts hinzuzufügen. Schumann meint, aus Pl. 72, Fig. 9 entnehmen zu können, daß die jungen Karpelle epipetal gezeichnet seien. Ich kann das nicht finden. Tatsächlich stehen die Fruchtblätter, wie Schumann richtig angibt, über den Kelchblättern, also auch über den Kelchstaubblättern. Cerastium ist ein gutes Beispiel dafür, daß die Fruchtblätter sich nicht nach den Kontaktverhältnissen der vorausgehenden Staminalprimordien richten. Denn bei Cerastium liegen die oberen Ränder der Kronstaminalprimordien tiefer (vgl. auch Payer) als die der Kelchstaminalprimordien. Nach der Kontakttheorie müßten sich die Karpelle, wie z. B. bei Malachium, zwischen die Kelchstamina schieben; sie tun es aber nicht.

Der epipetale Staubblattkreis neigt zum Abort. Auch apetale Formen, rein tetramere Blüten und dreigliedrige Wirtel sind festgestellt worden (vgl. Hegi). Am veränderlichsten scheint Cerastium glomeratum zu sein, wo Kronblätter vorhanden seien oder fehlen, Kronstaubblätter fertil, oder steril oder ganz abwesend sein können. Formae apetalae werden von mehreren Arten unterschieden. Weibliche Blüten mit rudimentären Staubblättern sind kleiner als die zwittrigen. Daß es sich dabei um eine Reduktion handelt, sieht man auch daran, daß bei Cerastium brachypetalum weibliche Blüten meist auf solchen Stöcken vorkommen, deren übrige Blüten nur wenige Kelchstaubblätter

haben. Die Reduktion des Andröceums verläuft also, wie so oft, stufenweise.

Holosteum

verhält sich typisch, besonders in der Inkonstanz der Kronstaubblätter. Holosteum umbellatum mit seinem Schwanken zwischen Fünf- und Vierzahl und seinem meist trimeren Kelchstaubblattkreis erinnert in diesem Verhalten an Stellaria media. Auch tritt bei schlechter Beleuchtung Kleistogamie ein. Die Gattung

Moenchia

bietet keine hier interessierenden Momente. Über die Variabilität, fakultative Kleistogamie vgl. Hegi und Schulz.

Sagina.

Was die Blütenentwicklung betrifft, werden bei Sagina apetala die Kronblätter stets angelegt. Sie bleiben aber außer bei den ersten Blüten auf dem Primordialstadium stehen und verhalten sich oft innerhalb derselben Blüte ungleich (Fig. **26**). Beim Vergleich der in Fig. **27** bis **31** abgebildeten empirischen Diagramme von Sagina subulata zeigt sich bei 28 sehr deutlich, wie die Glieder zusammen gehören. Vor vier großen Kelchblättern stehen vier Kelchstamina. Einem fünften, kleinen, Kelchblatt-ähnlichen Gebilde ist eine drüsenartige Erhebung an der Fruchtknotenbasis, wie sie für Kelchstaubblätter charakteristisch ist, opponiert. Nach den fünf normalen, aber unsymmetrisch verteilten Kronblättern richten sich alsdann fünf Kronstaubblätter. Bei **31** ist eins der Kronblätter doppelt so groß und breit wie die anderen. Ihm stehen zwei sehr genäherte Staubblätter gegenüber. Celakovsky hätte dieses Zusammenrücken als Vorstufe zu einem kollateralen Dédoublement mit negativem Charakter aufgefaßt. Auch bei solchen Formen, die gewöhnlich nur Kelchstaubblätter haben, treten gelegentlich, besonders gern in kräftigen Primanblüten, Kronstaubblätter bzw. -staminodien auf. Fig. **32** und **33** zeigen Diagramme von Sagina apetala. In Fig. **32** sind epipetale Glieder aufgetreten. Die Fruchtblätter stehen epipetal. Das Öffnen der Blüten ist bei vielen Arten von heller Beleuchtung abhängig.

Alsine.

Die Blütenentwicklung verläuft normal. An Alsina setacea ist die absteigende Spirale der Kelchstaubblätter sehr gut zu beobachten.

Die Zeit- und Höhenunterschiede wurden hier am größten befunden. Kronblätter und Kronstaubblätter neigen auch in dieser Gattung stark zum Abort. Die Blüten schwanken zwischen Fünf- und Vierzähligkeit, das Gynäceum kann bis auf Zweizahl heruntergehen. Alsina verna (und gewiß manche andere Arten auch) wird bei schlechter Beleuchtung kleistogam und bildet bisweilen kleinere, weibliche Blüten, deren Staubblätter mehr oder weniger reduziert sind. Von Interesse ist die Beobachtung Schulz' (l. c.), daß weibliche Blüten wohl auf solchen Individuen vorkommen, deren übrige Blüten ein auf die Fünfzahl reduziertes Andröceum haben, nicht aber auf solchen, die im übrigen alle zehn Staubblätter besitzen. Schulz knüpft daran die Bemerkung, daß Pflanzen mit A_0 und A_{10} wohl ebenfalls vorkommen müßten. Diese Vermutung dürfte kaum zutreffen, denn es handelt sich nicht um beliebige Kombination verschiedener Blütentypen, sondern um fortschreitende Reduktionsstufen. Es ist unwahrscheinlich, daß eine Pflanze, deren meiste Blüten alle zehn Staubblätter normal ausgebildet enthalten, gleichzeitig Blüten hervorbringen kann, die alle zehn Staubblätter reduziert haben. Faßt man, wie nach den Experimenten nicht zweifelhaft sein kann, die Reduktionsstufen als sichtbare Begleiterscheinung von Ernährungszuständen, so müßte eine Pflanze mit A_0 und A_{10} gerade die beiden Extreme in sich tragen. Viel erklärlicher und mit den Beobachtungen übereinstimmend ist es dagegen, wenn Pflanzen, deren Blüten an sich schon ein mehr oder weniger reduziertes Andröceum haben, gelegentlich und besonders in oberen Teilen weibliche Blüten mit total reduziertem Andröceum hervorbringen; vgl. auch Fisch (1899).

Moehringia

weicht vom Typus nicht ab. Einige Diagramme der stark variablen Blüte von Moehringia trinervia zeigen Fig. **34—40**. Bei der vierzähligen Blüte 37 stehen die Fruchtblätter ungefähr epipetal. Über die Gattungen

Merckia, Dolophragma und Lepirodiclis

ist in diesem Zusammenhange nichts Neues oder Abweichendes zu berichten. Die Gattung

Arenaria

sei nur der Vollständigkeit halber erwähnt. Ihre an Arenaria serpyllifolia studierte Blütenentwicklung weicht in keiner Beziehung vom Normalen ab. Die Kronstamina neigen zum Abort (Arenaria

Fig. 27—31. Sagina subulata. 32, 33. S. apetala. 34—40. Moehringia trinervia. 41. Silene venosa. 42, 43. Viscaria oculata (43 Mediane). 44, 45. Melandryum album ♂.

serpyllifolia, Arenaria biflora u. a.), kleinere, weibliche Blüten finden sich (Schulz, l. c.) auf solchen Pflanzen, bei denen das Andröceum schon bis zu einem gewissen Grade reduziert ist. Die Fruchtblattzahl schwankt zwischen fünf und zwei, beträgt aber meistens drei.

Silene.

Die Blüten von Silene venosa (Fig. **41**) wurden als obdiplostemon befunden. Damit stimmen überein die Angaben von Rohrbach (1868), welcher sagt, daß der äußere (Kelchstaubblatt-) Kreis, obwohl der ältere, doch scheinbar mehr nach innen stehe, und daß die Filamentbasis der fünf inneren (Kron-) Stamina sehr frühzeitig mit dem Nagel der Blumenblätter verwachse. Indessen scheint hier, wie bei bei den nächst verwandten Gattungen, keine sehr ausgeprägte Opdiplostemonie zu herrschen. Vielmehr gehören diese zu den Formen, von denen Celakovsky sagte (1894), daß ihr epipetaler Staminalkreis weder höher noch tiefer, sondern in gleicher Höhe wie der episepale stehe.

Die Fruchtblattstellung der isomeren Silene-Arten ist episepal nach Rohrbach (l. c.) und Schumann (1889), epipetal nach Hegi (III.), und in Wirklichkeit nicht starr festgelegt (vgl. Lychnis). Auch die Zahl schwankt zwischen fünf und drei, Silene chloraefolia hat nach Rohrbach sogar nur zwei Fruchtblätter. Daß auch bei dieser, von Rohrbach als Mittel- und Ausgangspunkt seiner Silenaceen bezeichneten Gattung die typischen Reduktionstendenzen aller Caryophyllaceen vorhanden sind, beweist das Vorkommen einer Silene cretica subsp. annulata (Thoré) Hayek mit kleinen, bisweilen fehlenden Kronblättern (Hegi). Häufig vorkommende, eingeschlechtige Blüten tragen nach Schulz noch die Rudimente des fehlenden Geschlechts und sind kleiner als die zwitterigen.

Viscaria.

Bei der untersuchten Viscaria oculata f. nana compacta entstehen die Blütenkreise in normaler Reihenfolge. Baillon (1887) zeichnet in seinem Diagramm den Kronstaubblattkreis als den äußersten. Nun sind aber (Fig. **42, 43**) ausnahmsweise bei dieser Gattung die Primordien der Kronstamina etwas höher inseriert als die der Kelchstamina. Sie sind auch schon vom ersten Auftreten an von den zugehörigen Kronblättern durch einen deutlichen Sattel getrennt und bilden mit ihnen nicht den typischen, länglichen Höcker, wie er sonst stets gefunden und von Cerastium (Fig. **3—6**) abgebildet wurde. Man sieht, daß auch in diesem Punkte kein allgemeines Schema gilt.

Die zwischen 5- und 3-Zahl schwankenden Fruchtblätter stehen im Fall der 5-Zähligkeit episepal. Viscaria vulgaris reduziert bisweilen das Andröceum (Schulz) und bildet sogar weibliche und männliche Blüten, die kleiner sind als die zwitterigen.

Melandryum.

Die Blüten sind obdiplostemon. Schwach, aber doch deutlich ist die Obdiplostemonie bei den männlichen Blüten (Fig. **44** und **45**), wo die Verkümmerung des Fruchtknotens den Kronstaubblättern ein ungehindertes Wachstum erlaubt. Bei den weiblichen Blüten vollends (Fig. **46**) sind die Rudimente der Kronstamina tiefer hinuntergedrückt. Ihre Primordien bedecken eine vielfach kleinere Fläche am Vegetationskegel als die der Kelchstaubblätter. Ihr unterer Rand liegt zwar etwas höher als derjenige der Kelchstaubblätter, aber der obere Rand liegt viel tiefer. Schumann (1889) meinte, daß die Glieder des episepalen Kreises als Kontakthöcker für den Vegetationskegel fungieren, wenn dieser die Fruchtblätter anlegt. Die Stellung der letzteren müsse also episepal werden. Es ist jedoch gerade bei den weiblichen Blüten wahrscheinlich, daß die mächtig bevorzugten Fruchtblätter lokal längst fixiert sind, bevor die schwächlichen und spät erscheinenden Kronstaminodien auftreten. Übrigens findet sich zwischen diesen und den Karpellen ein — für Blütenbodenverhältnisse — sehr großer Zwischenraum, so daß von räumlichem Kontakt keine Rede sein kann. Das von Baillon (l. c.) gegebene Diagramm ist demgemäß zu berichtigen. Die Zahl der Fruchtblätter schwankt zwischen fünf und drei.

Cucubalus

zeigt keine Abweichungen vom Typus. Die Zahl der Fruchtblätter scheint mit großer Regelmäßigkeit auf drei beschränkt zu sein.

Heliosperma

verhält sich in seiner Blütenentwicklung durchaus normal. Die Obdiplostemonie ist schwach ausgeprägt. Die Zahl der Fruchtblätter beträgt in der Regel drei, seltener fünf.

Lychnis.

Die Blütenentwicklung bietet nichts Neues. Es herrscht schwach ausgeprägte Obdiplostemonie wie bei Silene. Die Fruchtblätter stehen nach Schumann (1889) über den Kelchblättern. Nach meinen Untersuchungen an Lychnis flos cuculi ist die Insertion aber nicht

immer streng episepal. In manchen Blüten schieben sich die etwas vorspringenden Fruchtblattnähte zwischen zwei Staubblättern ein, so daß dann weder episepale noch epipetale Stellung herauskommt (Fig. 47). Die Fig. 48 gibt die Aufsicht auf eine junge Blüte, bei der die Fruchtblätter fast genau über den Kronblättern stehen. Offenbar besteht auch hier Variabilität innerhalb der Art.

Agrostemma

kann wegen Fehlens von Abweichungen übergangen werden. Es sei nur erwähnt, daß eine Agrostemma githago f. nicaeensis auf Helgoland vorkommt, deren mit kleiner Platte versehene Kronblätter nur ein Drittel so lang sind als die Kelchblätter. Offenbar handelt es sich um Reduktion.

Uebelinia.

Leider stand diese interessante Gattung nicht zur Verfügung. Allerdings hätte die Untersuchung der Blütenentwicklung kaum neue Gesichtspunkte liefern können. Es sind nur fünf Staubblätter vorhanden, ob die alternisepalen, wie Baillon (1887) angibt, ist zweifelhaft. Die Kronblätter sind im Kelch versteckt, schmal und ungestielt, die Zahl der Samenanlagen ist klein (Pax 1889). Das bei den anderen Lychnideen relativ große Mittelsäulchen im Gynäceum ist hier sehr klein, wie Rohrbach (1868) angibt. Damit ist der Unterschied vom Lychnideentypus umschrieben und zugleich bewiesen, daß die Reduktionen die für die Caryophyllaceen charakteristische Richtung auch bei dieser Gattung einhalten.

Saponaria.

Fig. 49 und 50 zeigen zwei wichtige Stadien der Blütenentwicklung von Saponaria ocymoides. Noch in Fig. 49 bilden Kronblätter und zugehörige Staubblätter einen länglichen, in der Mitte kaum gesattelten Höcker. Man könnte versucht sein, hier von Dédoublement zu reden, wenn nicht der untere Teil des Höckers, das Petalum, so viel früher entstünde und schon deutlich differenziert wäre zu einer Zeit, wo im Zellgewebe oberhalb davon noch keine Anstalten zu Kronstaubblättern gemacht werden. Lediglich der Umstand, daß das Staubblatt so dicht oberhalb des Petalums entsteht, bewirkt das Unterbleiben jeglicher Lücke oder Einsattelung. Also nicht Dédoublement, sondern innige Paarung. In Fig. 50 ist die starke Deckung bemerkenswert, die das Kronstaubblatt im Vordergrund über die beiderseitigen Kelchstaubblätter innehat. Die Zahl der Fruchtblätter beträgt meist zwei,

selten drei. Auf einer Pflanze finden sich zuweilen alle Reduktionsstufen des Andröceums bis zu rein weiblichen Blüten (vgl. Schulz).

Gypsophila.

Die auf die Zweizahl reduzierten Fruchtblätter sind bei Gypsophila repens und Gypsophila Margini in ihrer Lage nicht starr festgelegt. Die Längsachse des jungen Fruchtknotens trifft meist Kelchblatt 2, aber auch Kelchblatt 1. Auch dreizählige Fruchtknoten kommen vor. Die Kronstaubblätter stehen scheinbar auf gleicher Höhe wie die Kelchstaubblätter, doch wird auf ganz jungen Stadien die schwache Obdiplostemonie deutlich. Die Staubblätter sind selten vollzählig. Fortschreitende Reduktion führt bis zu weiblichen Blüten, die noch Staminalrudimente besitzen und kleiner sind als die zwittrigen.

Acanthophyllum.

Bei Acanthophyllum glandulosum sind die zehn Staubblätter am Grunde zu einem ziemlich hohen Ring verwachsen. In den Winkeln, wo die einzelnen Filamente zusammenstoßen, finden sich zahlreiche, etwas silberglänzende Zellen, die man nach ihrer Form als Spaltöffnungen ansprechen möchte. Acanthophyllum Tournefortii neigt dazu, immer drei Blüten in der Art zusammenzustellen, wie es bei Queria und den Pterantheen Regel ist. Die Blütenentwicklung weicht nicht von der Regel ab.

Tunica und Vaccaria

verhalten sich ganz gleichartig. Das Andröceum ist selten vollständig. Auch

Dianthus

hat eine normale Blütenentwicklung. Bei Dianthus plumosus stehen die Primordien der Kronstamina verhältnismäßig hoch und sind von den Kronblättern frühzeitig abgesetzt. Erwähnt sei, daß Dianthus silvester eine var. micropetalus mit kleinen Blüten besitzt (Hegi). Diese Pflanze ist xerophil gebaut. Gemäß den Ergebnissen unserer Experimente (Teil I) können wir schließen, daß die Petalreduktion mit der Anpassung an ungünstige, trockene Standorte Hand in Hand ging. Das ist ein Indicium mehr dafür, daß die Caryophyllaceen mit einfachem Diagramm, deren Petalsektor unscheinbar oder ganz abwesend ist, und die fast durchweg xerophil sind, Reduktionsstufen darstellen. Reduktion des Andröceums, verbunden mit Kleinerwerden der weiblichen Blüten, wurde von Schulz bei vielen Arten beobachtet.

Velezia.

Für diese Gattung wird von Eichler ein fünfzähliges, von Pax ein zehn- oder fünfzähliges Andröceum angegeben. Bei der von mir näher untersuchten Velezia rigida fanden sich meist nur fünf Stamina vor den Kelchblättern, oft aber außerdem ein oder mehrere Kronstamina. Blüten mit zehn Staubblättern waren nicht zu beobachten. Die Blütenentwicklung verläuft normal. Wo Kronstaubblätter ausgefallen sind, sind die betreffenden Kronblätter vom Fruchtknoten durch den typischen, breiten Wulst getrennt. Fig. **51** gibt das häufig beobachtete Diagramm einer Blüte von der Formel $K_5 C_5 A_{5+1} G_{\underline{(2)}}$. Die in den zwei Fruchtblättern eingeschlossenen, nicht sehr zahlreichen Samenanlagen bevorzugen keine bestimmte Mikropylenrichtung, wie aus Fig. **52** hervorgeht.

Drypis.

Die von Payer gegebene Blütenentwicklung bei Drypis spinosa ist in allen Punkten zu bestätigen. An dem auffällig breiten und niedrigen Blütenboden ist von Kronstaubblättern nichts zu sehen. Ferner sind nur drei Fruchtblätter vorhanden, und nur zwei Samenanlagen, von denen meist nur eine zur vollen Reife gelangt. Es sei noch hingewiesen auf die von Payer abgebildete (Pl. 71, Fig. 21) und beschriebene, eigentümliche Auflösung der Scheidewände im Fruchtknoten. Die Wände werden nicht ganz resorbiert, sondern teilen sich der Länge nach in zwei Teile: einer verläuft wie eine Naht an der Innenwand des Fruchtknotens, der andere „parcourt le centre de l'ovaire de la base au sommet sous la forme d'un filament plus ou moins ténu". Ein gleiches Verhalten der Scheidewände ist unten für Buffonia und Queria beschrieben. Den offenbaren Reduktionen im Andröceum und Gynäceum entsprechend ist die zentrale Erhebung im Fruchtknoten, die bei den Nachbargattungen noch recht ansehnlich ist, bei Drypis sehr klein; vgl. Rohrbach (1868).

Spergula.

Die untersuchte Spergula arvensis verhält sich in der Entwicklung ihrer Blüte ganz wie eine Alsinee. Die Kronstamina stehen tiefer als die Kelchstamina und neigen zum Schwinden. Manchmal ist nur eins vorhanden (Fig. **53**). Die fünf Fruchtblätter fallen über die Kronblätter. Schulz fand, daß die Blüten mit Schwinden des Andröceums kleiner werden und bei trübem Wetter geschlossen bleiben. Spergula vernalis ähnelt Stellaria media darin, daß gewöhnlich

Fig. 46. Melandryum album ♀. 47—48. Lychnis flos cuculi (47 Blütenquerschnitt, 48 Sporophylle von oben). 49, 50. Saponaria ocymoides. 51, 52. Velezia rigida. 53. Spergula arvensis. 54. Telephium imperati. 55. Brachystemma calycinum. 56, 57. Buffonia enervis. 58, 59. Buffonia macrosperma. 60. Queria hispanica; *Ss* Kelchstaubblatt, *Sp* Kronstaubblatt.

nur drei Kelchstaubblätter und ein bis zwei Kronstaubblätter vorhanden sind.

Genau so verhält sich die Gattung

Spergularia,

nur daß die Zahl der Fruchtblätter meist drei beträgt. Bei

Telephium

(imperati) konnten epipetale Blütenglieder überhaupt nicht bemerkt werden (vgl. Fig. **54**). Die Zahl der Fruchtblätter schwankt zwischen drei und vier.

Brachystemma.

Das untersuchte Brachystemma calycinum verhält sich in Zahl, Reihenfolge und Insertionshöhe der Blütenteile wie eine echte Alsinee. Fig. **55** gibt das aufschlußreichste Stadium wieder. Fruchtblätter sind in Zweizahl vorhanden, in jedem Fruchtknotenfach zwei Samenanlagen, von denen normal nur eine zur Reife kommt. Die Kelchblätter sind viel länger als die Kronblätter, vor letzteren fünf Staminodien.

Buffonia.

Fig. **56** zeigt eine junge, vierzählige Blüte von Buffonia enervis, deren Entwicklung bis auf die des Fruchtknotens von normaler Alsineen-Entwicklung nicht verschieden ist. Man sieht sehr deutlich, wie die Primordien der Kronstaubblätter *Sp* viel tiefer inseriert sind als die der Kelchstaubblätter *Ss*. In Fig. **57** ist die Ansicht so genommen, daß zwei Petalsektoren im Profil getroffen wurden. Die Kelchblätter sind nicht mitgezeichnet. Von Kelchstaubblättern steht nur eins links vorn. Im Vordergrund ein Kronstaubblatt, unter ihm die schlecht sichtbare Vorwölbung des zugehörigen Kronblattes. Buffonia macrosperma hat normal keine Kronstaubblätter, bisweilen aber entwickeln sich ziemlich verspätet ein oder mehrere Kronstaminodien. Interesse beansprucht die Entwicklung des Fruchtknotens, die an Buffonia macrosperma am besten zu verfolgen ist. Wenn die zwei Fruchtblätter nach Caryophyllaceen-Art die zentrale Erhebung der Blütenachse überwachsen haben, mit den Rändern daran hinauflaufend, findet man in jedem der so gebildeten Fächer eine Samenanlage. Fig. **58** zeigt einen nicht ganz medianen Längsschnitt durch beide Fruchtblätter. Die total umwachsene Kuppe der Blütenachse ist punktiert angedeutet. In einem späteren Stadium werden die Scheidewände teilweise aufgelöst, indem ähnlich wie bei Drypis der mittlere Teil einer jeden

Wand verschwindet. Der etwas dickere, plazentartige Rand bleibt bestehen und durchzieht, mehrfach gewunden und von den Samenanlagen beiseite gedrückt, den Fruchtknoten von unten nach oben (Fig. 59). Von den beiden Samenanlagen kommt normal nur eine zur völligen Reife. Die zweite wird wohl befruchtet und wächst bis zu gewisser Größe heran, die Samenschale färbt sich braun, dann aber bleibt das Wachstum stehen. Rudimente weiterer Samenanlagen wurden nicht beobachtet.

Queria.

Es sei kurz erwähnt, was bei Bentham and Hooker (1862/67) über die Blüte steht: „Sepala 5, petala vera 0, staminodia linearia, integra, brevia, sepalis opposita, rarius 0, stamina 10 . . . Flores glumerolum sessiles, centrales perfecti, laterales solitarii ad sepala 2 bracteaeformia reducti, vel 3. centrali massulo.“ Nach dieser Charakteristik, die in alle späteren Beschreibungen der Gattung übergegangen ist, läge eine erhebliche Abweichung vom Alsineen-Typus vor. Dies ist in Wirklichkeit nicht der Fall. Nach meinen Untersuchungen an Queria hispanica werden erst fünf Kelchblätter angelegt, dann fünf Kronblätter, die anfangs klein bleiben, später zu langen, schmal spatelförmigen Gebilden auswachsen. Da die Kelchblätter sehr weit übereinander greifen, hat es öfter den Anschein, als ständen diese Gebilde nicht zwischen, sondern teilweise vor den Kelchblättern. Es ist dies der gleiche, trügerische Augenschein, der z. B. Schumann bewog, die Kronblätter der Stellaria als ursprünglich episepale Glieder anzunehmen. Präpariert man die Kelchblätter der Queria ab, so sieht man, daß vor ihrer Mitte nur die Kelchstamina stehen. Auf jungen Stadien ist das noch viel deutlicher. Die Kronblätter verhalten sich auch insofern typisch, als sie zwar stets angelegt werden, später aber oft Hemmungen erfahren. Solche halberwachsene, längliche Petalrudimente können wie linealische, gestutzte Schuppen aussehen (Pax, l. c.), und, wenn man die Genese nicht verfolgt, für Staminodien oder „Squamulae“ gehalten werden. Nach den Kronblättern erscheinen die Kelchstamina, hierauf die Kronstamina. Im ganzen neigt das Andröceum stark zur Reduktion. Es finden sich ganz, halb und gar nicht fertile Staubblätter in allen Verkümmerungsstadien. An ihrer Basis sind die Staubblätter durch einen niedrigen Ring verbunden, der sich an den Flanken der Kelchstaubblatt-Filamente zu den typischen zwei Honigdrüsen erhebt. Auch kommt es vor, daß vor einem Kelchblatt zwei Staubblätter stehen. Fig. 60 zeigt ein Stück Staminalring, von der Blütenmitte gesehen. Zwischen zwei Kronstaminodien und zugehörigen Kronblättern steht ein Kelchstaubblatt.

Der Fruchtknoten besteht aus drei Fruchtblättern, hat aber nur eine einzige Samenanlage. Bei Auflösung der drei Scheidewände bleiben drei zentrale, gebogene Stränge übrig, die den Fruchtknoten von unten nach oben frei durchziehen, ähnlich wie das bei Buffonia macrosperma ausführlich geschildert ist, und wie es Payer für Drypis zeichnet. Lägen über die Blütenbiologie der Gattung so umfassende Beobachtungen vor, wie sie Schulz für viele der einheimischen Caryophyllaceen gibt, so würde sich jedenfalls eine noch größere Variabilität erweisen, als sich an Herbarmaterial studieren läßt.

Schiedea.

Pax (l.c.) gibt für diese Gattung die Blütenformel $K_5 C_0 A_{5+5} G_{3-4-5}$ an. Bei Bentham and Hooker findet man die Bemerkung „petala vel staminodia sepalis opposita". An dem mir vom k. k. Hofmuseum in Wien zur Verfügung gestellten Herbarmaterial ward folgender Sachverhalt festgestellt: Nach den fünf Kelchblättern werden keinerlei Petalhöcker sichtbar, vielmehr sogleich fünf Kelchstaubblätter, sodann etwas unterhalb der letzteren fünf Kronstaubblätter. Hierauf folgen die Fruchtblätter. Sind alle Organe einigermaßen differenziert, so bietet sich ein Bild der Sporophylle wie in Fig. 61. Man erkennt die kleineren, weiter außen stehenden, deckenden Kronstaubblätter, an deren Basis von Petalrudimenten nichts zu sehen ist. Etwas später zeigen sich am Fuße der Kelchstaubblätter die beiden typischen Drüsenhöcker der Alsineen. Diese Höcker stehen ziemlich weit nach außen vor. Bald bildet sich eine kleine ovale Grube, deren Ränder rasch heranwachsen. An den Flanken, den primären Höckern entsprechend, ist das Wachstum gefördert, so daß ein zweizipfliger Sack entsteht (Fig. 62—64), der später oben schlank, unten bauchig wird. Das Ganze steht zwischen Kelchblatt und Kelchstaubblatt. Diese auf den Sandwichinseln einheimische Alsinee hat es also zu einer hohen Ausbildung der Drüsen gebracht, und es wäre interessant, die zweifellos bestehenden Beziehungen zum Insektenbesuch zu kennen. Fig. 65 zeigt zwei Kelchblätter einer aufgeklappten, des Fruchtknotens beraubten Blüte von Schiedea Oahnensis. Vor den Kelchblättern die vasenartigen Drüsen, vor diesen wiederum die Kelchstaubblätter. Die Reduktion der Petalsektoren geht bei dieser Gattung noch einen Schritt weiter. Die sonst fertilen Kronstamina bleiben Staminodien. Die Pax'sche Blütenformel ist also richtig, das Normaldiagramm der Gattung ist in Fig. 66 gezeichnet. Die angeführte Bemerkung von Bentham and Hooker ist

dagegen nicht richtig. — In den meist drei Fruchtblättern wurden ungefähr 20 Samenanlagen gezählt.

Alsinodendron.

Für diese Gattung wird von Pax (l. c.) die Formel $K_4C_0A_{5+5}G_{4-7}$ angegeben. Nachprüfung an ausgewachsenen Blüten ergab die Richtigkeit dieser Angabe. Petalreste waren nicht zu sehen. Die zehn Staubblätter standen, scheinbar ganz gleichwertig, auf einem niedrigen Ringe. Der Fruchtknoten enthielt sehr zahlreiche Samenanlagen. Leider war das Herbarmaterial arm an jungen Blüten. An den untersuchten fanden sich nirgends Petalprimordien. Für junge Stadien kann die Fig. 61 (Schiedea) ohne Abänderung gelten. Es sei darauf hingewiesen, wie nahe am Fruchtknoten diese alternisepalen Staubblätter entstehen. Man könnte schon darin ihre Staminalnatur erkennen. Die Petalrudimente vieler anderer Gattungen, bisweilen als Staminodien bezeichnet, sind stets vom Fruchtknoten durch eine relativ breite, leere Zone getrennt. Bei Schiedea und Alsinodendron ist also vom alternisepalen Sektor das Stamen erhalten, das Petalum geschwunden, wie bei Scleranthus. Wie die pentameren Staubblattkreise in den tetrameren Kelch gestellt sind, konnte nicht festgestellt werden. Es wird daher von der Aufstellung eines Diagramms vorerst abgesehen.

Scleranthus.

Die Blütenentwicklung dieser vielumstrittenen Gattung wurde an Scleranthus annuus, perennis, ruscinonensis, tabernaemontani, uncinatus, tenellus und pungens studiert. Es sei mit dem auch von Payer behandelten Scleranthus annuus begonnen.

Die Anlegung der fünf Kelchblätter erfolgt normal. Kelchblatt 1 fällt schräg nach vorn, und zwar auf die vom geförderten Achselsproß abgewendete Seite. Die Einengung zwischen dem Tragblatt und den fertilen Vorblättern gibt auch hier der jeweiligen Achse die Form eines gleichschenkeligen Dreiecks, dessen Spitze der Achse zugekehrt ist. Über die Spitze des Dreiecks fällt späterhin Kelchblatt 2, Kelchblatt 1 und 3 teilen sich in die Basis. Verbindet man die einander subordinierten, geförderten Achselsproßblüten, so erhält man wieder die typische, von der Hauptachse fliehende Zickzacklinie. Hiermit ist nicht zu verwechseln, daß die Insertionsfolge der von der Hauptachse nach einander abzweigenden, fertilen Seitenzweige die Achse in $^1/_4$-Spirale umläuft.

Auf die Kelchblätter sollen nach Payer fünf Petala folgen, von denen es heißt: „. . . a peine nés, ils disparaissent et l'on n'en aperçoit plus aucune trace sur les fleurs un peu plus agées". Ich möchte die Beobachtung eines so geübten und genauen Forschers wie Payer nicht anzweifeln, zumal ihm eine andere Rasse von Scleranthus annuus vorgelegen haben kann. Jedoch konnte die Anlegung und das alsbaldige Verschwinden der Petalprimordien trotz aller Aufmerksamkeit nicht bemerkt werden. Es waren wohl oft Andeutungen solcher Höcker zu sehen, aber so unregelmäßig und undeutlich, daß das Ergebnis heißt: Scleranthus hat keine Petala mehr. Auch mit Hilfe von Mikrotomschnitten längs und quer war nichts zu entdecken.

Es folgt auf die Kelchblätter sofort je ein Staubblatt vor Kelchblatt 5 und 4 (Payer, Pl. 70, Fig. 3). Unsere Fig. **67** zeigte eine Blüte in diesem Stadium von oben. Von alternisepalen Höckern ist nichts zu sehen. Nunmehr werden unterhalb der beiden Kelchstamina fünf Kronstamina aternisepal angelegt. Schon die hohe, von den Kelchblättern weit entfernte Insertion am Blütenboden zeigt, daß diese Höcker mit Petalprimordien nichts zu tun haben. Fig. **68** und **69** zeigen eine solche Blüte von beiden Seiten. Die Nummern beziffern die Kelchblätter. Die beiden Staubblätter vor Sep. 5 und 4 dominieren hoch oben am Vegetationskegel. An den Basen der Kronstaminal-Primordien wurden bisweilen schwache Vorwölbungen getroffen, die zur Not als Reste der total abortierten Kronblätter hätten gedeutet werden können. Fig. **70** zeigt eine junge Blüte, bei der auch vor Kelchblatt 3 ein Staubblatt steht. Das Staubblatt vor Sep. 5 ist links hinten angedeutet. Die alternisepalen Staubblatt-Primordien sind immer vollzählig. Man erkennt an dem links im Profil getroffenen Kronstaminodium die dem Blütenzentrum stark genäherte Lage. In etwas älteren Stadien geschieht es oft, daß durch das ungleiche Wachstum des Blütenbodens die Kronstamina, die durch kein Kelchstaubblatt getrennt sind, wie z. B. in Fig. **70** die neben Sep. 1, scheinbar näher zusammenrücken, so daß es dann aussieht, als ständen vor solchem Kelchblatt zwei Höcker. Daher wohl Payer irrtümlich in Pl. 70, Fig. 4 vor Sep. 1, 2 und 3 je zwei Höcker zeichnen ließ. Die Kronstamina sind im Gegenteil stets zwischen die Kelchblätter in Fünfzahl verteilt. Nur selten tritt eine Spaltung ein, derart, daß dann in der Lücke zwischen zwei Kelchblättern zwei Kronstamina stehen. Daher müssen die Fig. 4, 5 und 6 auf Payer's Taf. 70 als der Wirklichkeit nicht entsprechend bezeichnet werden. Eine solche Verteilung der Primordien wurde nie angetroffen, obwohl sehr viele Pflanzen in den verschiedensten Ent-

Fig. 61—66. Schiedea. 67—83. Scleranthus annuus (67 junge Blüte von oben, 68—70 von der Seite, 71, 72 Blütenquerschnitte, 73—79 Kronstamina bzw. -staminodien, 80—83 Fruchtknotenlängsschnitte).

wicklungsstadien untersucht wurden. Die Spaltung der Kronstaubblätter in zwei nebeneinander stehende Glieder vollzieht sich mit allen Übergangsstufen. Bald stehen zwei freie Filamente nebeneinander, bald gabelt sich ein Filament oben in zwei Äste, deren jeder eine ganze oder eine halbe Anthere tragen kann. Die kollaterale Spaltung des Kronstaubblattkreises ist ein bei Caryophyllaceen nicht eben seltenes Vorkommnis. Stellaria und andere verhalten sich ebenso. Sie ist die einzige nachweisbare Spaltung und verläuft stets kollateral. Natürlich kann man, wenn man will, auch einen sechszähligen Kelch als durch Spaltung eines Kelchblattes entstanden denken; aber hier wurden nie halbgespaltene Übergangsbildungen gesehen.

Legt man durch etwas weiter entwickelte Scleranthus-Blüten Querschnitte, so gleicht ein mittlerer der Fig. **71** ein höher geführter der Fig. **72**. In der ersten Figur sieht man zwischen den fünf Kelchblättern die fünf Kronstaminodien, außerdem die massigeren zwei Kelchstaubblätter vor Sep. 5 und 4. In der zweiten Figur sind nur noch die beiden hochstehenden Kelchstamina zu sehen. Bei Scleranthus annuus bleiben die Kronstamina meist Staminodien. Es gibt alle Übergänge, auch innerhalb einer Blüte, vom länglichen Höcker bis zur fertilen Doppelanthere (Fig. **73—79**). Die Größe der Pollenkörner, wenn solche überhaupt gebildet werden, scheint kaum zu schwanken, wohl aber die Zahl. Ähnliches gibt auch Familler an (1896), der betont, daß an ein und derselben Pflanze Staminodien aller Übergänge vorhanden sein können. Bei Scleranthus sind auch im Fall der Fertilität die Kronstamina viel kleiner als die Kelchstamina.

Nach den Staubblättern werden die zwei Fruchtblätter median und rein oberständig angelegt. Die Entwicklung des Fruchtknotens ist in Fig. **80—86** in medianen Längsschnitten dargestellt. Die zentrale Erhebung im Fruchtknoten bekommt früh ein asymmetrisches Aussehen und geht hernach völlig in der Bildung der einen Samenanlage auf. Eine zweite Samenanlage wurde nie bemerkt. Späterhin wird der Fruchtknoten tief in die Blütenachse versenkt, deren Gewebe ihn so lückenlos wie bei keiner anderen Caryophyllacee umschließt. Für Scleranthus annuus gilt also die Normalformel $K_5 C_0 A_{2\,s+5\,p\ \mathrm{rud.}}\ G\underline{(2)}$ und das Diagramm Fig. **87** mit dem Bemerken, daß bisweilen drei Kelchstaubblätter auftreten, bisweilen die Kronstamina fertil sind.

Scleranthus perennis verhält sich im wesentlichen ebenso. Bei Scleranthus ruscinonensis scheinen die Kronstaminodien sehr viel seltener fertil zu werden. Scleranthus uncinatus hat, wenig-

stens bei meinem Material, zwei bis drei episepale und stets fünf fertile alternisepale Staubblätter. Scleranthus tabernaemontani und Scleranthus tenellus gleichen Scleranthus annuus. Von Kronblättern nirgends unzweifelhafte Spuren. Scleranthus-Blüten, in denen die Kronstaminodien petaloid ausgesehen hätten, wurden nicht angetroffen. Lüders (1907), der solche bemerkt hat, gibt z. B. für Scleranthus pungens ein Diagramm (pag. 9, Fig. 1 *G*), in dem die fünf alternisepalen Glieder als Kronblätter eingezeichnet sind. Das mir vorliegende Blütenmaterial (k. k. Hofmuseum, Wien) zeigte fünf stets vollzählige, fertile Kelchstamina und fünf stets vollzählige, kürzere, schmälere Kronstaminodien. Letztere erscheinen wie bei allen anderen Scleranthus-Arten nach den Kelchstaubblättern dicht am Fruchtknoten. Sie sind an ihrer Basis mit den Filamenten der Kelchstaubblätter leicht verwachsen und in ihrem oberen Teil oft so gegabelt, wie es oben für die Kronstamina anderer Scleranthus-Arten beschrieben wurde. Es liegt also kein Grund vor, diese Gebilde als Kronblätter anzusehen. Scleranthus pungens mit seinen großen Kelchblättern, dem pentameren Kelchstaubblattkreis und dem bisweilen trimeren, gar nicht tief versenkten Gynäceum scheint in der Einseitigkeit der Ausbildung nicht so weit geschritten zu sein wie unsere Scleranthus-Arten, wie denn australischen Pflanzen oft ein gewisser Primitivismus eigen ist. Als Diagramm für Scleranthus pungens gilt das von Scleranthus annuus Fig. 87, vermehrt um die drei fehlenden Kelchstamina.

Colobanthus.

Schon Eichler drückte seine Verwunderung aus, daß bei dieser Gattung Krone und Kelchstamina fehlen. An Colobanthus crassifolia, lycopodioides, Billardieri, Kerguelensis und quitensis sah ich diese Angaben bestätigt. Alle genannten Arten verhalten sich übereinstimmend. Auf vier Kelchblätter folgen vier mit ihnen alternierende Staubblätter. Rudimente von Kronblättern waren nicht zu sehen. Leider standen die jüngsten Stadien nicht zur Verfügung. Die Staubblätter sind mit ziemlich breiter Basis einem niedrigen Diskus aufgesetzt. Bei Colobanthus lycopodioides fanden sich gelegentlich auch Kelchstaubblätter, in einer fünfzähligen Blüte sogar ein doppeltes Staubblatt vor einem Kelchblatt. Dieser Zustand: fehlende Kronblätter, minderzählige Kelchstaubblätter und gleichzählige Kronstaubblätter, hat eine deutliche Parallele bei Scleranthus (s. dort). Fünfzähligkeit als Regel scheint bei Colobanthus Billardieri vorzuliegen. Die Fruchtblätter sind isomer, die Dehiszenz der Kapsel ist lokulizid, wie auch

allgemein angegeben wird. Die Spaltung verläuft genau längs des schwachen Gefäßbündels, das die Karpelle als Mittelnerv durchzieht. Da die Klappen immer zwischen, die Fruchtblattmitten also über die Kelchblätter fallen (Fig. 88), kann die Insertion der Fruchtblätter nicht, wie Eichler angibt, alternisepal sein, sondern ist episepal. Im Hinblick auf das Diagramm **89** ist das auch verständlicher, da alsdann die Fruchtblätter mit den Staubblättern alternieren. Auch Bentham and Hooker geben an: „styli tot quot sepala et iis opposita". Die Styli sind aber die verlängerten Fruchtblattspitzen.

Cometes.

Die Blütenformel lautet nach Pax (l. c.) $K_5C_5A_5G\underline{(3)}$. Lüders findet, daß die alternisepalen Glieder bald petaloid, bald staminodial aussehen oder ganz fehlen. Die Anlegung derselben konnte leider nicht untersucht werden, da die jungen Blüten des Herbarmaterials zu stark geschrumpft waren. Die Basen der langen Staubblätter und der kürzeren, breiteren Kronblätter sind zu einem mäßig hohen Ring verwachsen. Die Mikropyle der einzigen Samenanlage schaut nach unten, wie auch Lüders angibt. Diagramm Fig. **90**.

Pteranthus.

Aus Pax ist die Blütenformel $K_4C_0A_4G\underline{(2)}$ zu entnehmen. Die an Pteranthus echinatus studierte Blütenentwicklung zeigt, daß es zu keiner deutlichen Anlegung von Petalprimordien kommt. Bringt man die Stelle, wo solche zu erwarten wären, ins optische Profil, so sieht man auf einem gewissen Stadium eine Aufwölbung des Blüten bodens (Fig. **91** rechts hinter dem Staubblatt), die nach Belieben als Petalhöcker wie als Profil des hier umlaufenden Staminalwulstes gedeutet werden kann. Denn schon auf wenig älteren Stadien (Fig. **92**) ist von solchen Höckern nichts mehr zu sehen, und der Wulst hebt sich zu einem die Staubblätter tragenden Ring. Die beiden Fruchtblätter bergen nur eine Samenanlage. Diagramm Fig. **93**.

Dicheranthus.

Pax gibt für diese Gattung die Formel $K_5C_0A_{2-3}G\underline{(3)}$ an. Mangels brauchbarer junger Blüten konnte die Entwicklung nicht studiert werden; daher bleibt unentschieden, ob der alternisepale Kreis wirklich restlos abortiert ist. Die meist zwei bis drei Kelchstaubblätter von Dicheranthus plocamoides bevorzugen die Stellung vor den jüngsten Kelchblättern. Die drei Fruchtblätter schließen nur eine Samenanlage

Eig. 84—87. Scleranthus annuus (84—86 Fruchtknotenlängsschnitte und Samenanlage, 87 Diagr.). 88, 89. Colobanthus crassifolia (*K* Klappen der Kapsel). 90 Cometes Surratensis. 91—93. Pteranthus echinatus. 94. Dicheranthus plocamoides. 95, 96, 98. Polycarpaea Zollingeri. 97. Polycarpaea atherophora. 99. Drymaria; *Ss* Kelchstaubblatt.

ein, deren Mikropyle nach unten gewendet ist. Während die Seitenblüten der dreiteiligen Einzelblütenstände gern unter Reduktion des Gynäceums männlich werden, verkümmern in den zwittrigen Mittelblüten bisweilen die Antheren bzw. die Pollenkörner. Die starre Pflanze mit den reduzierten Blüten und den pfriemlichen Blättern macht xerophilen Eindruck. Das nach der ausgewachsenen Blüte entworfene, also nicht unanfechtbare Diagramm ist in Fig. **94** abgebildet.

Polycarpaea.

Aus den Angaben von Pax (l. c.) ist zu entnehmen, daß einigen Polycarpaea-Arten die Blütenformel $K_5 C_5 A_{5s+5p\ \mathrm{rud}} \cdot G_{\underline{(5)}}$, andern die Formel $K_5 C_5 A_5 G_{\underline{(5)}}$ zukommt. Blüten nach der ersten Formel besitzt die bei Bentham and Mueller (1863) als Untergattung von Polycarpaea genannte Sect. 2: Aylmeria Mart., von der es heißt: „petals and stamens free or neerly so, with 5 short staminodia inside the petals and opposite to them.“ Es werden zwei Arten unterschieden: Polycarpaea violacea und Polycarpaea staminodina. Die ersten Angaben über diese interessante, fünfkreisige Polycarpaea finden wir bei Martius (1826), wo es pag. 276 ff. heißt: „ . . . durch die Güte des Herrn Aylmer Bourke Lambert Esq. erhielt ich zwei Pflanzen, die auf der Expedition des Kapitäns King an der Westküste von Neuholland gesammelt wurden und im Habitus die größte Ähnlichkeit mit Lahaya (heute Polycarpaea), namentlich mit Lahaya corymbosa und spadicea haben.“ Er gibt dann folgenden Character genericus: „ . . stamina 10, membranacea, in tubum hypogynum connata, 5 exterioribus abortivis petalis oppositis, 5 interioribus subulatis cum exterioribus alternantibus . . .“

Das mir vom k. k. Hofmuseum in dankenswerter Weise überlassene Material von Polycarpaea (Aylmeria) Zollingeri bestätigte vollkommen die Angaben von Martius. Fig. **95** zeigt ein Stück eines herauspräparierten Staminalringes, von innen gesehen. Zwischen drei großen Kelchstamina stehen zwei kleine Kronstaminodien, hinter diesen zwei Kronblätter. Zu hinterst das zum mittleren Staubblatt gehörige Kelchblatt (schraffiert). Fig. **96** zeigt ein junges Stadium. Die Kronblätter sind deutlich an ihrer vom Fruchtknoten relativ weit entfernten Lage zu erkennen. Vor ihnen sind die erst sehr spät erscheinenden Kronstaminodien noch nicht zu sehen. Die Reihenfolge und Insertionshöhe der einzelnen Kreise entspricht durchaus der für Alsineen gültigen Norm. Die Fig. 96 gilt nun auch bis in alle Einzelheiten für andere untersuchte Polycarpaea-Arten, z. B. corymbosa, atherophora,

orthoclada. Bei diesen schreitet die schon bei Aylmeria vorhandene Reduktion noch weiter, d. h. die Kronstaminodien treten auch späterhin nicht mehr auf. Auch die Petalprimordien entwickeln sich nicht mehr so weit wie bei Aylmeria, sondern bleiben früher oder später stehen, ein Umstand, der z. B. Lüders veranlaßt hat, sie bei Polycarpaea orthoclada für Staminodien zu erklären. Daß diese Bezeichnung unrichtig ist, bedarf nach obigem keiner Erklärung. Es sind die den unzweifelhaften Kronblättern der Untergattung Aylmeria homologen Glieder. Der epipetale Kreis ist abortiert.

Noch weniger ist es angängig, in einer Blüte (Lüders, pag. 21, Fig. 3 *C*) zwei Kronblätter und drei Staminodien vorkommen zu lassen. Auf ihrer fortschreitenden Reduktion nehmen die Kronblätter dieser Gattung immer mehr die Form unansehnlicher Höcker an (Fig. **97**), deren Betrachtung an der fertigen Blüte natürlich keinen Aufschluß über ihr Wesen geben kann. Es sei hinzugefügt, daß junge Polycarpaea-Blüten kurz nach Anlegung aller Primordien von entsprechenden Drymaria, Polycarpon usw. kaum zu unterscheiden sind. Alle haben die deutlich und in gleicher Entfernung vom Fruchtknoten, zeitlich gleich nach den Kelchblättern angelegten, nur später verschieden weit wachsenden Kronblätter. Das Diagramm für Polycarpaea Zollingeri ist in Fig. **98** wiedergegeben. Denkt man sich darin die Kronstaminoiden weg, so hat man das Diagramm von Polycarpaea orthoclada, corymbosa u. a.

Drymaria.

Die von Payer (l. c.) abgebildete und beschriebene Blütenentwicklung von Drymaria divaricata wurde an Drymaria cordata in allen Punkten bestätigt. Es erscheinen der Reihe nach fünf Kelchblätter, fünf Kronblätter, fünf Kelchstaubblätter, von denen bisweilen eins oder mehrere verkümmern, und drei Fruchtblätter. Die Fig. **100** zeigt ein junges Stadium. Es sind drei Kronblatt-Primordien und zwei ungleiche Kelchstaubblätter *st* zu sehen. Die Zone des Blütenbodens, auf der die Staubblätter stehen, hebt sich sehr bald ringwulstartig. Der Höcker, der sich in dem Medianschnitt Fig. **101** links zwischen Fruchtknoten und Kronblatt schiebt, ist kein epipetales Rudiment, sondern das optische Profil des Staminalwulstes. Dies ist ein für alle Drymarien typisches Bild. Hätten die alternisepalen Höcker Staminalcharakter, so müßten sie mehr auf dem Ring, nicht hinter ihm stehen. Gegenüber der irreführenden Ausdrucksweise, wonach bei den Caryophyllaceen bald Staminalhöcker sich zu Kronblättern differenzieren,

bald Kronblätter staminoidal ausgebildet sein sollen, liegt unter anderem auch bei Drymaria ein Beweis für den prinzipiellen Unterschied von Petalum und Epipetalum der Caryophyllaceen vor.

Die Ähnlichkeit der jungen Drymaria-Blüte mit solchen aus der Alsineen-Gruppe fiel schon Payer auf. Besonders der dreifächerige, später einfächerige Fruchtknoten mit seinen zwei Reihen Samenanlagen in jedem Fache, die sich von oben nach unten entwickeln, gleicht sehr dem einer Alsinee. Auch die von den Alsineen her genügend bekannte, von oben eingeschnittene Gestalt der schmalen Petala ist bei Drymaria vorhanden, wie Lüders (l. c.) hervorhebt. Endlich weisen die Namen mehrerer Drymaria-Arten wie „stellarioides" „alsinoides" auf die große Ähnlichkeit des Habitus hin.

Das Drymaria-Diagramm ist also identisch (Fig 99) mit dem einer fünfmännigen Stellaria media, deren Kronstaubblattkreis, wie zumeist, nicht ausgebildet ist. Epipetale Staubblätter kommen nach jetziger Kenntnis bei keiner Drymaria vor. Während wir nun den Verlust des Kronstaubblattkreises ontogenetisch nicht verfolgen können, geht die weitere Reduktion noch vor unseren Augen vor sich. Drymaria diandra hat noch alle Kronblätter wohl ausgebildet, von den Kelchstaubblättern aber zwei bis drei verloren, ein ebenfalls an Alsineen gemahnendes Vorkommnis. Drymaria villosa reduziert die Kronblätter zu kleinen, allermeist pfriemenförmigen und einfachen, nur selten zweigabeligen, sehr schmalen Spitzchen, wie auch Lüders angibt. Der genannte Autor zeichnet und benennt diese Spitzchen als Staminodien und erblickt darin einen Beweis, daß auch bei Drymaria apetala „der äußere Staubgefäßkreis ergänzt werden" müsse. Hätte nun schon das gelegentliche Vorkommen der petaloiden Gabelung an den Rudimenten genanntem Autor die Deutung als Petalrudimente nahelegen müssen, so wäre dies beim Studium der Entwicklungsgeschichte vollends klar geworden. Denn die betreffenden Höcker erscheinen vor den Kelchstaubblättern, sind vom Fruchtknoten durch die typische breite Zone (Wulst) getrennt und verhalten sich ganz wie Kronblätter. Junge Stadien der Drymaria villosa können denn auch von solchen der Drymaria cordata nicht unterschieden werden. Übrigens fanden sich auch ausgewachsene Blüten von Drymaria villosa, die fünf große, zweigabelige Kronblätter besaßen.

Noch weiter geht der Abort bei Drymaria apetala, wo die Kronblätter zwar stets angelegt werden, aber auf dem Primordialstadium stehen bleiben, so daß sie später im allgemeinen Wachstum des Blütenbodens aufgehen. Junge Blüten gleichen ganz denen von

Drymaria cordata u. a. Es ist also im Diagramm kein Staubblattkreis, sondern der Kronblattkreis zu ergänzen.

Pycnophyllum.

Auch für diese Gattung gilt das Diagramm Fig. 99. Die fünf Kronblätter sind wohl ausgebildet, ziemlich schmal, oben nach Alsineen-Art gabelig eingeschnitten. Fig. 102 zeigt die Aufsicht auf ein Stück Blütenboden von Pycnophyllum molle. Die Kelchblätter sind nicht gezeichnet, der Fruchtknoten ist abpräpariert. Vor den Kronblättern sieht man den Staminaldiskus schwach höckerartig anschwellen. So gut auch epipetale Gebilde in den Rahmen dieser regelmäßigen Blüte mit ihren Alsineenpetala passen würden, können doch die genannten Höcker nicht so gedeutet werden. Dennoch ähnelt der Umriß der Staminalplatte der von Polycarpaea Zollingeri (Fig. 95), nur daß die epipetalen Spitzchen auf ganz schwache Aufwölbungen reduziert wären. Jedenfalls zeigt ihre Anwesenheit, daß vor den Kronblättern sozusagen ein Platz leer ist.

Loefflingia.

Die Blütenentwicklung, die an Loefflingia hispanica, gaditana, squarrosa und micrantha studiert wurde, verläuft normal und rechtfertigt das Normaldiagramm Fig. 99. Fünf Kronblätter werden stets angelegt, so daß Baillons (l. c.) Angabe „petala 3—5, parva vel 0" nicht richtig ist. Die Staubblätter vor den älteren Kelchblättern neigen nach Alsineenart zum Abort. Während junge Blütenstadien von den entsprechenden Polycarpaea (Fig. 96) und Drymaria (Fig. 100) kaum abweichen, kennzeichnet sich die Gattung späterhin durch Perigynie, wie der Längsschnitt Fig. 103 (hispanica) zeigt. Links ist Kelchblatt + Staubblatt, rechts das Kronblatt zu sehen. Der Höcker vor dem Kronblatt ist kein epipetales Rudiment, sondern der Umriß des in dieser Höhe, längs der gestrichelten Linie, verlaufenden Staminaldiskus. Fig. 104 zeigt ein Stück eines ausgebreiteten Diskus. Die großen Doppelpetala, die Lüders gesehen hat, traten an meinem Material nicht auf.

Polycarpon.

Das untersuchte Polycarpon tetraphyllum hat fünf Kelchblätter, fünf Kronblätter, selten fünf, meist drei Kelchstaubblätter, keine Kronstaubblätter und drei, selten zwei Fruchtblätter. Die Kronblätter treten als kleine, aber außergewöhnlich scharf abgesetzte Primordien am jungen Blütenboden auf und sehen ganz so aus, wie die von Poly-

Fig. 100, 101. Drymaria cordata. 102. Pycnophhyllum molle. 103, 104. Loefflingia hispanica. 105. Polycarpon tetraphyllum. 106, 107. Microphyes lanuginosus. 108—110. Ortegia hispanica. 111, 112. Cerdia congestiflora.

carpaea (Fig. 96) und Drymaria (Fig. 100). Lüders zeichnet sie als Kronblätter, spricht aber im Text von Staminodien und meint, daß Staubblätter und Staminodien scheinbar einem Kreise angehören. Die Betrachtung der jungen Stadien zeigt aber, das eine deutliche Verteilung auf zwei Kreise vorhanden ist. Auch Baillon spricht von fünf Kronblättern. Für Reduktionstendenzen im Petalkreis zeugt die Kleinheit der ausgewachsenen Kronblätter und ihr frühzeitiges Abfallen. Das Diagramm (Fig. 105) ist wieder das einer gewöhnlichen Stellaria media.

Microphyes.

Die an Microphyes lanuginosus studierte Entwicklungsgeschichte der Blüte lehrt, daß auf die fünf Kelchblätter fünf normale Kronblätter folgen, die (vgl. Fig. 106) vom Fruchtknoten sehr weit abstehen und sich in jeder Beziehung wie die entsprechenden Primordien der vorher besprochenen Gattungen verhalten. Von den fünf Kelchstaubblättern bleiben häufig einige klein und steril. Kronstaubblätter wurden nie bemerkt. Später wachsen sich die Petalprimordien zu nicht sehr großen, relativ breiten Kronblättern aus, die, wie auch Pax (l. c.) angibt, mit den Kelchstaubblättern zusammen einem ringförmigen Diskus perigyn eingefügt sind. Die Kronblätter stehen indessen nicht im vollen Sinne des Wortes auf dem Ring, sondern vor ihnen, nach der Blütenmitte zu, verlaufen noch einige Zellschichten. Sie sind also auch in diesem Stadium etwas nach außen geschoben. Lüders nennt die Kronblätter Staminodien. Baillon kennt die alternisepalen Glieder überhaupt nicht. Das am häufigsten gefundene Diagramm ist in Fig. 107 gezeichnet.

Stipulicida.

Die untersuchte Stipulicida setacea verhält sich wie die soeben besprochenen Gattungen, nur daß von den vor den ältesten Kelchblättern gern fehlenden Staubblättern hier meist keine Rudimente zu sehen sind. Das Diagramm ist das gleiche wie von Polycarpon (Fig. 105). Die Kronblätter werden auch von Lüders als solche anerkannt, wenngleich die homologen Organe der Nachbargattungen als Staminodien angesprochen werden.

Ortegia.

Die Untersuchung an Ortegia hispanica ergab folgendes Resultat: Auf die fünf Kelchblätter folgen fünf Kronblätter, welche stets normal als ziemlich große Primordien angelegt werden (Fig. 108). Die Angaben von Eichler, Baillon, Pax und Lüders, daß dieser Kreis

stets und vollständig ausfalle, sind also zu berichtigen. Es folgen nun drei Staubblätter vor den jüngsten Kelchblättern, endlich die drei Fruchtblätter, die späterhin zahlreiche Samenanlagen einschließen. Zwischen den Kronblättern und dem jungen Fruchtknoten liegt wieder der typische, breite Zwischenraum. Die Kronblätter bleiben auf sehr junger Entwicklungsstufe stehen und können später höchstens als winzige Spitzchen gesehen werden (Fig. **109**). Es herrscht also volle Übereinstimmung mit einer apetalen, triandrischen Stellaria media, wo auch die stets angelegten Kronblatt-Primordien auf dem Primordial-Stadium stehen bleiben. Die Blütenformel heißt daher K_5C_5 rud. $A_3G\underline{(3)}$. Im Diagramm (Fig. **110**) sind die fünf Kronblätter als kleine Striche eingezeichnet, nicht weil sie zu ergänzen, sondern weil sie wirklich vorhanden sind

Cerdia.

Die an Cerdia congestiflora und Cerdia purpurascens studierte Blütenentwicklung lehrt, daß nach den fünf Kelchblättern fünf Kronblätter angelegt werden, ganz wie bei Ortegia. Sie bleiben ziemlich klein (vgl. Fig. **111**) und sind in der erwachsenen Blüte als winzige Spitzchen bisweilen zu erkennen. Die Angaben von Baillon, Pax und Lüders, wonach der alternisepale Kreis auch hier stets und vollständig ausfallen soll, sind also nicht richtig. Das einzige Staubblatt steht vor Kelchblatt *4* oder *5*. Es herrscht schwache, spät eintretende Perigynie. Die Blütenformel heißt K_5C_5 rud. $A_1G\underline{(2)}$, das Diagramm ist in Fig. **112** gezeichnet.

Habrosia.

Aus dem Herbarium Haussknecht erhielt ich durch die Liebenswürdigkeit des Herrn Konservators Bornmüller sehr wertvolles, selbstgesammeltes Herbarmaterial von Habrosia spinuliflora. So war es möglich, die Blütenentwicklung dieser hochinteressanten Gattung eingehend zu studieren.

Nach den fünf Kelchblättern werden fünf Kronblätter angelegt. Darauf erscheinen die fünf Kelchstaubblätter, und zwar die vor den jüngsten Kelchblättern zuerst. Der vor Kelchblatt *4* stehende Staminalhöcker zeichnet sich wie bei vielen Alsineen durch besondere Massigkeit aus (vgl. Payer, Pl. 73, Fig. 6; Pl. 70, Fig. 21). Die Kelchstaubblätter wurden stets in Fünfzahl gesehen. An den Basen ihrer Filamente findet man die zwei Honigdrüsen als flankierende Höcker typischer Gestalt. Nach den Kelchstaubblättern erscheinen Kronstaubblätter in schwankender Anzahl, wie bei einer beliebigen Form der variablen

Alsineen. Diese Kronstamina stehen tiefer als die Kelchstamina, dicht über den Kronblättern, und entwickeln sich ganz so, wie bei Cerastium (Fig. **3—6**) für die Kronstamina angegeben ist. Es wurden solche mit fertilen, mit sterilen und solche ohne Antheren bemerkt. Fig. **113** zeigt eine junge Blüte; über den sichtbaren Kelchblättern *4*, *2* und *1* steht je ein Staubblatt, dazwischen je ein Kronblatt. Die epipetalen Primordien sind noch nicht erschienen. Fig. **114** zeigt ein älteres Stadium. Über dem Kronblatt *p* rechts ist ein Staubblatt entwickelt, über dem links nicht. In Fig. **115** steht über dem Kronblatt *p* im Vordergrund ein Kronstaubblatt *sp*, welches die benachbarten Kelchstaubblätter *ss* deckt. Vor den seitlichen Kronblatthöckern dagegen ist der leere Blütenboden zu sehen, der, wie stets, Fruchtknoten und Kronblatt als schwach gewölbter Wulst trennt. Fig. **116** zeigt in der Mitte ein Kronstaubblatt mit davorstehendem Kronblatt, welches sich noch nicht gestreckt hat, daneben zwei Kelchstaubblätter. Schon der Anblick dieser Figuren, noch mehr aber das eigene Studium der Entwicklungsgeschichte zeigt die genaue Übereinstimmung von Habrosia mit jeder beliebigen Alsinee. Auch hier werden die Kronblätter stets angelegt, wachsen auch meist weiter, bleiben aber zuweilen klein. Abort trifft stets zuerst den epipetalen Staubblattkreis.

Etwas abweichend geht die Entwicklung des Fruchtknotens vor sich (Fig. **117—122**). Es werden wie bei Buffonia nur zwei Fruchtblätter angelegt. In der Mitte des jungen Fruchtknotens fällt zuerst die große, fast bis zum Scheitel der Wölbung reichende Mittelsäule auf, an der sich rechts und links je eine Samenanlage entwickelt. Während diese schnell heranwachsen, wächst die Mittelsäule nicht mit und wird zuletzt nur noch als kleiner, aber deutlicher Höcker zwischen den beiden Plazenten gesehen. Späterhin hungert meist eine Samenanlage die andere aus, so daß im reifen Fruchtknoten nur ein Same zu finden ist. Die Mikropyle ist anfangs schräg nach oben, dann nach der Seite, dann nach unten, endlich wieder schräg nach oben gerichtet. Sie beschreibt nahezu einen Dreiviertelkreis. Die Samenanlage muß deshalb als stark kampylotrop bezeichnet werden. In Fig. **122** sieht man links neben der großen, fast reifen die kleinere, ausgehungerte, etwas geschrumpfte Samenanlage liegen.

Demzufolge lautet die Blütenformel $K_5C_5A_{5+5}G\underline{(2)}$. Zu dem Diagramm Fig. **123** ist zu bemerken, daß Blüten mit allen fünf Kronstaubblättern selten sind, aber vorkommen. Vierhapper (1907) meint, die Pflanze gleiche im Habitus einer Alsine tenuifolia. Man kann

hinzufügen, daß sie ihr auch in der Blütenentwicklung gleicht. Über das Verhältnis von Habrosia zu Scleranthus wird unten die Rede sein.

Es bleibt übrig, zu den Ausführungen Lüders (l. c.) einige Bemerkungen zu machen. Lüders bezeichnet die regelmäßig auftretenden, alternisepalen Glieder, die wir soeben als unzweifelhafte Kronblätter identifiziert haben, als Staminodien. Sie sollen dem alternisepalen Staminodialkreis von Scleranthus entsprechen. Der genannte Autor findet nun, daß sehr häufig im Innern dieses aus Staminodien bestehenden Kreises nochmals Staminodien, ja selbst unter Umständen reduzierte, aber doch fertile Staubgefäße stehen. Er bezeichnet dieses Verhalten als sehr gewöhnlich und bildet es in pag. 15, Fig. 2 *C* so ab, daß er den in Fig. 2 *A* und *B* als Staminodialkreis gezeichneten hier als Petalkreis ganz richtig wiedergibt. Es möchte ihm auch „bei Betrachtung dieses Diagramms nicht zweifelhaft sein, daß es eine mit Kelch und Krone versehene, diplostemone Blüte darstelle. Trotzdem kann davon . . . nicht die Rede sein.“ Es handelt sich vielmehr um seriales Dédoublement des äußeren Staminalkreises. Dabei sollen die nach außen gelegenen Spaltungsprodukte zu Kronblättern werden, während die inneren Staminalnatur beibehalten. Lüders bemerkt, daß er die Blütenentwicklung nicht studiert habe, daß aber auch der Nachweis einer getrennten Entstehung von Petalen und epipetalen Stamina die auf vergleichend morphologischem Weg gewonnenen Anschauungen nicht ändern könne.

Es wird indes aus obigen Tatsachen der Entwicklungsgeschichte mit Sicherheit zu folgern sein, daß „eine kongenitale Differentiation der theoretisch zusammenhängenden, serial gespaltenen Glieder des äußeren Staminalkreises in Petala und Stamina“ bei Habrosia so wenig vorliegt wie bei irgendeiner anderen Caryophyllacee. Denn erstens sind die mit Regelmäßigkeit zwischen den Kelchblättern stehenden Gebilde in jeder Beziehung echte Kronblätter; ihre Anlegung, Insertionshöhe, Aussehen und späteres Verhalten gleichen ganz der Anlegung usw. der Alsineenkronblätter; zweitens entstehen ihre zugehörigen Stamina erst viel später, nachdem vorher alle Kelchstaubblätter angelegt wurden. Drittens erscheinen die Kronstamina oft gar nicht, ein Fall, für den man nach der anderen Theorie seriales Dédoublement in Abwesenheit des einen Spaltproduktes annehmen müßte.

Sphaerocoma.

Leider lag von dieser Gattung kein Material vor. Wie aus dem in Fig. **124** abgebildeten, nach Lüders gezeichneten Diagramm der

Fig. 113—123. Habrosia spinuliflora (117—122 Fruchtknotenentwicklung). 124. Sphaerocoma Hookeri nach Lüders. 125—128. Herniaria hirsuta; *ss* Kelchstaubblatt, *sp* Kronstaubblatt.

Sphaerocoma Hookeri zweifelsfrei hervorgeht, ist die Blüte fünfkreisig mit Reduktionstendenzen der Petalsektoren und des Fruchtknotens. Das aus zwei Fruchtblättern mit je einer Samenanlage gebildete Gynäceum soll, wie sehr einleuchtet, an das von Habrosia erinnern, der überhaupt die Pflanze sichtlich nahesteht.

Herniaria.

Aus der Literatur läßt sich über die Normalformel das folgende entnehmen. Aus Eichler: $K_5A_5G_{2-3}$, „jedoch öfter mit Petalen". Aus Pax: K_5C_{4-5}, haarförmig oder fehlend, A_{3-5}. Garcke (1912) nennt die „Krone sehr klein, gelbgrün". Auch Hegi schreibt: „Kronblätter fünf, pfriemlich, kürzer als der Kelch". Schulz spricht von fünf Kelchstamina und fünf Kronstaminodien. Auch Lüders nennt die alternisepalen Glieder Staminodien. Was lehrt nun die Entwicklungsgeschichte?

Nach den fünf Kelchblättern werden die fünf Kelchstaubblätter angelegt, darauf die beiden Fruchtblätter. Erst viel später erhebt sich der Blütenboden zwischen den Kelchstaubblättern, und zwar deutlich außerhalb ihres Kreises, zu fünf kleinen Höckern, die langsam zu schmalen, pfriemlichen Gebilden heranwachsen. Macht man in dem Stadium, wo die alternisepalen Höcker eben erscheinen, Längsschnitte durch die Blüte von Herniaria hirsuta, so sieht man, wie in Fig. **125**, links Kelchblatt *s* + Kelchstaubblatt *ss*, rechts einen bald einfachen, bald scheinbar zweifachen Höcker ziemlich weit außen am Blütenboden; in der Figur durch einen Pfeil gekennzeichnet. Auch Fig. **126** zeigt deutlich, daß es sich hier um nichts anderes handeln kann als um die verspäteten Kronblätter. Diese äußeren Höcker bleiben stets sehr klein, sind nicht immer zu sehen (am besten bei Herniaria hirsuta) und verschwinden später meist völlig. Vor ihnen nun erheben sich die Höcker, die man später allein noch wahrnimmt, und um deren Petal- oder Staminalnatur der Streit geht. Aus der Insertion vor den bisweilen sichtbaren Petalrudimenten ist zu folgern, daß es sich hier wirklich um die Kronstaminodien handelt. Es bedeutet abermals eine Rechtfertigung der genetischen Methode, daß in diesem Falle, wo die Staminalnatur zweifelhafter Rudimente entwicklungsgeschichtlich wahrscheinlich gemacht wird, die Auffindung eines Antherenrestes, wenn auch nur an einem einzigen Staminodium, gelang. Durch letztere Beobachtung ist Lüders Bemerkung, daß bei keiner Paronychioidee „eine Umwandlung der Staminodien in Staubgefäße" beobachtet werden könne, widerlegt. Bei anderen Paronychioideen können Antheren-

reste wohl deshalb nicht auftreten, weil es nicht Staminodien, sondern Kronblattrudimente sind. Man hat es also bei Herniaria mit dem in Reduktion begriffenen Kronstaminalkreis zu tun. Fig. **127** und **128** zeigen Fälle, wo bei Herniaria hirsuta ausnahmsweise sehr deutlich ein Petalhöcker außen am Staminodium zu sehen war. Man kann also in günstigen Fällen alle fünf Blütenkreise beobachten, und es bleiben nur die Bedingungen zu ermitteln, unter denen man das Auswachsen aller Kreise experimentell erzielen kann. Die Formel für diese Art lautet daher $K_5 C_{5\ rud.}\ A_{5_s + 5_p\ rud.}\ G \underline{(2)}$. Für die Arten, wo Petalrudimente überhaupt nicht auftreten, heißt die Formel $K_5 C_0 A_{5_s + 5_p\ rud.}\ G \underline{(2)}$.

Corrigiola.

Fig. **129** zeigt ein junges Stadium der sehr regelmäßigen, kaum variablen Blüte von Corrigiola litoralis. Die Kronblätter *p* werden als zwar kleine, aber scharf abgesetzte Höcker angelegt. Die Blütenformel heißt $K_5 C_5 A_5 G \underline{(3)}$, das Diagramm ist das von Fig. **99**. Lüders bemerkt, Corrigiola allein sei ausgezeichnet durch obere Mikropyle, während bei allen anderen Formen dieser Gruppe die Mikropyle nach unten gerichtet sei. Nun ist die Mikropylenrichtung aller dieser auf einem gewissen Stadium abwärts, kurz darauf aber wieder mehr oder weniger aufwärts. Unter den nächsten Verwandten der Corrigiola wurde bei Siphonychia diffusa, Siphonychia americana, Gymnocarpon decandrum, Anychia capillacea, Anychia dichotoma und Sclerocephalus arabicus eine vor der Befruchtung zeitweise nach abwärts, am fast reifen Samen nach aufwärts gewendete Mikropyle festgestellt.

Acanthonychia.

Die an Acanthonychia ramosissima untersuchte Blütenentwicklung verläuft normal. Nach den fünf Kelchblättern werden fünf Kronblätter angelegt, dann die drei bis fünf Kelchstaubblätter, endlich die drei Fruchtblätter, die nur eine Samenanlage bergen. Epipetale Glieder wurden nie bemerkt. Junge Blütenstadien gleichen denen von Corrigiola. Der Umriß des dreizipfeligen Kronblattes ist als Fig. **130** abgebildet. Da bei meinem Material die meisten Blüten nur drei Staubblätter vor den jüngsten Kelchblättern besaßen, kann für die Gattung das Diagramm **131** aufgestellt werden.

Illecebrum.

Der bereits von Payer (l. c.) gegebenen Schilderung der Blütenentwicklung ist nichts hinzuzufügen. Es sei nur hervorgehoben, was

er von den Kronblättern sagt: „. . . dévéloppent peu, mais persistent jusqu' à l'époque de l'épanouissement de la fleur." Auch Pax, sowie alle Floristen sprechen von kurzen, fadenförmigen Blumenblättern. Wenn demgegenüber Lüder's die alternisepalen Glieder als Staminodien bezeichnet, so beweist das nur, daß er die Entwicklungsgeschichte der Blüte nicht untersucht hat. Denn die Kronblätter werden so deutlich wie nur irgendwo gleich nach den Kelchblättern angelegt und nehmen, wie Fig. **132** und **133** zeigen, späterhin eine so typische Stellung weitab vom Fruchtknoten ein, daß an ihrer Petalnatur nicht gezweifelt werden kann. In Fig. **133** steht im Vordergrund vor dem Fruchtknoten ein Kelchstaubblatt, links ein Kelchblatt *sep* ohne Staubblatt. Die Illecebrum-Blüte ist, wenn man von der Zahl der Samenanlagen absieht, vergleichbar einer solchen von Stellaria media, in der die Kronstaubblätter ganz, die Kelchstaubblätter bis auf zwei geschwunden sind, und der Fruchtknoten zweizählig geworden ist. Solche und ähnliche Stellaria-Blüten wurden beobachtet, bzw. experimentell erzeugt, wie oben berichtet. Die Blütenformel für Illecebrum lautet also $K_5C_5A_2G\underline{(2)}$, das Diagramm entspricht dem in Fig. **134** abgebildeten.

Paronychia.

Die Entwicklungsgeschichte der Blüten, die hauptsächlich an Paronychia serpyllifolia untersucht wurde, ist nicht ganz eindeutig. Aus Eichler entnimmt man die Blütenformel $K_5A_5G_{2-3}$ „oft mit rudimentären Petala", aus Pax K_5C bisweilen fehlend, A_5 seltener $_3$, $_4$ oder mehr. „Meist fünf kleine, haarförmige Blumenblätter." Auch Hegi spricht von fünf „borstlichen Blütenblättern". Lüders hingegen nennt die alternisepalen Glieder Staminodien.

Verfolgt man die Entwicklung der Blüte, so vermißt man nach Anlegung der Kelchblätter das Auftreten deutlicher Petalprimordien. In Fig. **135** sieht man ganz links Kelchblatt *sep.* + Kelchstaubblatt *ss* im Profil getroffen, rechts gegenüber diejenige Stelle des Blütenbodens, wo ein Petalhöcker im Profil hervortreten müßte. Es ist aber keiner vorhanden, obwohl die Kelchstaubblätter schon sehr groß sind. Erst ziemlich spät erheben sich zwischen letzteren kleine Höcker, die eine mehr oder weniger lange, pfriemliche Gestalt annehmen. Nach Analogie mit der Mehrzahl der nächstverwandten Gattungen möchte man diese Gebilde als Kronblattrudimente ansprechen. Denn eine pfriemenförmige Gestalt der alternisepalen Gebilde liegt auch bei Illecebrum vor, wo die Entwicklungsgeschichte die Petalnatur der betreffenden Gebilde deutlich erweist. Ferner könnte Hand in Hand mit der zweifellosen

Reduktion der fraglichen Glieder eine Verspätung des Auftretens gehen, wie sie bei rudimentären Organen auch sonst vorkommt. So wäre erklärlich, daß die Kronblätter hier erst nach den Kelchstaubblättern sichtbar werden. Andererseits treten die Kronblätter bei allen anderen Caryophyllaceen, auch bei apetalen, so regelmäßig gleich nach den Kelchblättern auf, daß gerade dieser Umstand als Kriterium für die Petalnatur zweifelhafter Glieder gelten muß. Es ist daher möglich, daß es sich bei den in Frage stehenden Blütenteilen der Paronychia um dieselben Organe handelt wie bei den alternisepalen großen Rudimenten von Herniaria, die wir als Staminodien ansprechen mußten. Könnte einmal an einem der Rudimente von Paronychia ein Antherenrest gefunden werden, was bisher nicht gelungen ist, so wäre ihre Staminalnatur erwiesen. In diesem Falle wäre anzunehmen, daß von den beiden alternisepalen Kreisen der typischen, fünfkreisigen Blüte der Petalkreis ganz abortiert, der epipetale nur rudimentär geworden sei. Vorderhand aber dürften gegen die Formel K_5C_5 rud. $A_5G\underline{(2)}$ und das Diagramm **136** keine starken Bedenken vorliegen.

Siphonychia.

Die an Siphonychia americana und Siphonychia diffusa studierte Blütenentwicklung lehrt, daß fünf Kelchblätter, fünf Kelchstaubblätter und zwei Fruchtblätter angelegt werden, ohne daß die Spur eines alternisepalen Höckers zu bemerken wäre (vgl. Fig. **137**). Erst spät stellen sich wie bei Paronychia, Anychia und Gymnocarpon zwischen bzw. außerhalb der Kelchstamina kleine Rudimente ein, die aus den oben erläuterten Gründen mit großer Wahrscheinlichkeit als verspätete Kronblätter anzusprechen sind (vgl. Fig. **138**). Die Mikropyle, anfangs nach oben, später nach unten gewendet, schaut bei der reifen Samenanlage schräg nach oben, nachdem sie im ganzen einen Vierfünftelkreis beschrieben hat. Blütenformel und Diagramm (**136**) sind die gleichen wie bei der vorhergehenden Gattung.

Sclerocephalus.

Die an Sclerocephalus arabicus untersuchte Blütenentwicklung gleicht durchaus der von Siphonychia, nur daß die Petalrudimente noch kleiner bleiben. Blütenformel und Diagramm (**136**) von Siphonychia gelten daher auch für Sclerocephalus. Interessant ist die Form der einzigen Samenanlage, die auf sehr langem, bandartigem Funiculus unter üblichem, einseitigem Flankenwachstum schließlich die Form annimmt, die in Fig. **139** abgebildet ist. Die Mikropyle

Fig. 129. Corrigiola litoralis. 130, 131. Acanthonychia ramosissima (130 Kronblatt). 132—134. Illecebrum verticillatum. 135, 136. Paronychia serpyllifolia. 137. Siphonychia diffusa. 138. Siphonychia americana. 139. Sclerocephalus arabicus, Samenanlage. 140, 141. Anychia capillacea 142. Achyronychia Cooperi, junger Fruchtknoten; *ss* Kelchstaubblatt.

schaut also auch hier zuletzt nach oben. Der tief in den Achsenbecher versenkte Fruchtknoten, die dornigen Hochblätter unterhalb des Blütenknäuels, die starren, reich behaarten, zu langen Spitzen ausgezogenen Kapuzenkelchblätter, die relative Armblütigkeit — alles das macht den Eindruck einer stark abgeleiteten, xerophil angepaßteu Pflanze. Das mir vorliegende Material war durchweg stark versandet.

Gymnocarpon.

Die Blütenentwicklung wurde an Gymnocarpon decandrum untersucht. Sie weist große Ähnlichkeit mit der von Paronychia auf. Auch hier werden nach den Kelchblättern keinerlei alternisepale Primordien angelegt, vielmehr tauchen erst nach weitgehender Differenzierung der Kelchstamina zwischen denselben kleine Höcker auf, die später zu langen, schmalen Gebilden auswachsen. Man wäre wiederum versucht, sie einfach für Staminodien zu erklären, wie es Lüders tut, wenn sich jemals der Rest einer Anthere daran fände. Dies ist aber nicht der Fall, obwohl sonst in der Familie der Caryophyllaceen die Rudimente von Kronstaubblättern in allen Übergangs- und Verkümmerungsstadien aufzutreten pflegen; vgl. Scleranthus. Ferner sind die Rudimente bei Gymnocarpon breiter als die Filamente der Kelchstaubblätter. Ihre Oberfläche hat wellig begrenzte, oben schwach papillös vorgewölbte Zellen. Man hat es daher wohl mit Kronblättern zu tun, bei denen die Reduktion mit Verspätung des Sichtbarwerdens gepaart ist. Pax spricht von pfriemenförmigen Blumenblättern. Die Mikropyle ist nach oben gerichtet. Formel und Diagramm sind die gleichen wie vorher (**136**).

Anychia.

Nach den fünf Kelchblättern werden sofort zwei Kelchstaubblätter angelegt. Diese erscheinen so früh, daß es aussieht, als eilten sie sogar den jüngsten Kelchblättern voraus. Erst nachdem die beiden Fruchtblätter mit der einzigen, von ihnen eingeschlossenen Samenanlage wohl differenziert sind, werden an den Stellen des Blütenbodens, wo man die Kronblätter suchen müßte, fünf kleine Höcker sichtbar (vgl. Fig. **140**), die im späteren Wachstum der Blüte wieder verschwinden. Diese als verspätete Petalrudimente deutbaren Höcker wurden in allen Blüten wahrgenommen. Die Formel heißt also $K_5 C_5$ rud. $A_2 G \underline{(2)}$ und das Diagramm muß mit geringer Abänderung des von Eichler und Lüders gegebenen wie in Fig. **141** gezeichnet werden.

Anychia weicht nun von allen anderen Caryophyllaceen, die einen minderzähligen Kelchstaubblattkreis haben, insofern ab, als die beiden persistierenden Staubblätter gerade vor die ältesten Kelchblätter fallen. Da die beiden Fruchtblätter median stehen, sind alle Sporophylle fast in einer Linie übereinander angeordnet, statt, wie verständlicher wäre, sich mit Alternation über Kreuz zu stellen. Die Kontakttheorie versagt hier durchaus. Ein Grund für die abweichende Stellung der Staubblätter ist schwer einzusehen, auch braucht, wie Goebel (1900, pag. 718) sagt, eine „solche Gegenüberstellung an und für sich keine Erklärung; wenn die Verhältnisse am Vegetationspunkt dafür geeignet sind, ist sie — vom Zweckmäßigkeitsstandpunkt aus — genau ebenso berechtigt wie die Alternanz der Quirle“. Bei Anychia ist der Blütenboden breit genug, und die opponierten Höcker belästigen sich nicht. Sucht man aber nach der zweifellos vorhandenen Ursache der Anomalie, so kann vielleicht der Gesamtaufbau der Blütenregion herangezogen werden. Während bei anderen Caryophyllaceen die Achse der Achselsproßblüten sich kaum streckt, wächst sie bei Anychia stark in die Länge. Jede Blüte steht so statt zwischen zwei kleinen, tieferen Blüten zwischen zwei großen Stengeln, und es ist möglich, daß durch den starken Nährstoffverbrauch an beiden Flanken, also auf Seite der jüngsten Kelchblätter eine laterale Ausbildung der Staubblätter verhindert, eine mediane dagegen zugelassen wird. Die starke Streckung der Achse in der Blütenregion ist vielleicht auch die Ursache, weshalb von gewisser Höhe an ein Vorblatt schwindet, und zwar das untere α-Blättchen, wie bereits Wydler (1851) und Eichler bemerkten. Wie stark der Aufbau des Infloreszensgerüstes auf Primärblüten rückwirken kann, zeigt das von Goebel (1913, pag. 100) angeführte Beispiel von Begonia vitifolia, wo durch das starke Wachstum der verzweigten Achse die Primärblüten ganz ausgehungert werden.

Schließlich sei darauf hingewiesen, daß auch bei Anychia die kampylotrope Samenanlage auf langem Funiculus so angeheftet ist, daß zuletzt sowohl Chalaza wie Mikropyle schräg nach oben schauen.

Achyronychia.

Das an Achyronychia Cooperi und Achyronychi Parryi bewirkte Studium der Blütenentwicklung hatte in Kürze folgendes Ergebnis. Nach den fünf Kelchblättern treten fünf Kronblätter am äußersten Rand des noch verfügbaren Blütenbodens auf (vgl. Fig. **145**). Sodann wird das bei Achyronychia Cooperi meist einzige Staubblatt angelegt, das den Platz vor Kelchblatt *5* oder *4* bevorzugt. Auch

zwei Staubblätter wurden beobachtet, wiederum nur vor den jüngsten Kelchblättern. Achyronychia Parryi hat fünf Staubblätter. Endlich folgen die beiden median gestellten Fruchtblätter. Die Entwicklung des Fruchtknotens ist in Fig. **142—144** abgebildet. Achyronychia Cooperi hat zwei, Achyronychia Parryi drei Samenanlagen, von denen nach meinen Beobachtungen immer nur eine zur völligen Reife gelangt, obwohl alle eine Zeitlang mitwachsen. Eine Mittelsäule war nicht zu sehen. Ziemlich spät tritt Perigynie ein, die den Fruchtknoten allmählich tief mittelständig macht. Von Interesse ist nun das Verhalten der Kronblätter. Während sie bei Achyronychia Parryi einheitlich bleiben, differenzieren sich bei Achyronychia Cooperi nach und nach drei Zipfel heraus, wie die Fig. **146—151** zeigen. Die Dreizipfligkeit der Kronblätter teilt diese Art mit den Gattungen Pollichia (Fig. **154**) und Acanthonychia (Fig. **130**), nur daß bei diesen die Zipfel nicht so lang werden. Der Mittelzipfel ist stets der längste. Lüders erklärt die drei Zipfel für Staminodien, die durch Dédoublement aus der Anlage eines Staminodiums hervorgegangen seien. Ist es schon merkwürdig, wenn eine in Reduktion begriffene Anlage mit solcher Regelmäßigkeit und stets in Fünfzahl sich verdreifachen soll, so lehrt die Entwicklungsgeschichte vollends deutlich, daß es sich hier um Kronblätter handelt. Denn sie werden nach Zeit und Ort als solche angelegt und sind homolog den bei anderen Achyronychia-Arten stets als Kronblätter anerkannten Gliedern. An Pollichia erinnert Achyronychia auch durch die fast geraden Embryonen, durch die starke Mittelständigkeit des Fruchtknotens und durch die spätere starke Wucherung der Diskusgegend. Daß für diese, die den Verschluß des Achsenbechers zu bewirken hat, Baumaterial in Form von Schleim oder sonst quellbarer Substanz frühzeitig bereit liegt, kann man leicht erkennen. Behandelt man junge Blüten mit verdünnter Kalilauge, so sieht man rings um den noch rein oberständigen Fruchtknoten mächtige Schleimbasen sich aufwölben, die, weil sie sich besonders vor den Kronblättern erheben, fast den Eindruck epipetaler Blütenglieder machen.

Pollichia.

Von dieser Gattung stand P. campestris lebend zur Verfügung. Fünf Kronblätter werden normal angelegt, als einfache Primordien erscheinend, wie in Fig. **145** für Achyronychia gezeichnet ist. Die Perigynie tritt ziemlich früh ein (vgl. Fig. **152**). Zuletzt stehen die Kronblätter als kleine Lappen am Rande des Blütenbechers (Fig. **153** links oben). Ihr

späterhin dreizipflicher Umriß ist in Fig. **154** gezeichnet. Man erkennt die Ähnlichkeit mit einer gewissen Entwicklungsstufe der Achyronychia-Kronblätter. Über die Stellung des einen Staubblattes findet sich bei Lüders die Angabe, es stehe stets vor dem ersten, also ältesten Kelchblatt. Mit diesem Verhalten würde Pollichia vom Caryophyllaceentypus stark abweichen, weil, abgesehen von Anychia, überall

Fig. 143—151. Achyronychia Cooperi (143, 144 Fruchtknoten, 145 junge Blüte ohne die Kelchblätter von der Seite, 146—151 Entwicklung des Kronblattes). 152—155. Pollichia campestris (154 Kronblatt, 155 Blütenquerschnitt).

die Staubblätter vor den ältesten Kelchblättern zuerst abortieren. Genaue Untersuchung ergab, daß auch bei Pollichia das eine Staubblatt vor Kelchblatt 5 oder 4 steht. Das dichte Blütenknäuel ist genau nach der Regel aufgebaut. Die Terminalblüte trägt in den Achseln ihrer Vorblätter je eine Blüte, diese trägt ihrerseits weitere und so fort. Das Unterbleiben jeglichen Stengelwachstums macht das Ganze etwas

unübersichtlich. Jede Blüte hat infolge starker, seitlicher Behinderung einen Querschnitt nach Form eines stumpfen, gleichschenkligen Dreiecks. An den beiden Schenkeln, an die sich die subordinierten Achselsproßblüten anschmiegen, stehen die Kelchblätter 4 und 5. Kelchblatt 1 ist das kleinste von allen und sehr tief inseriert. Die Kelchblätter 4 und 5 sind stets am mächtigsten entwickelt und haben wohl daher den erwähnten Autor verführt, sie für die anderswo bevorzugten ältesten Kelchblätter zu halten. Fig. **155** zeigt einen durch die Antherengegend einer Blüte geführten Querschnitt. Das Staubblatt steht vor Kelchblatt 4. Kelchblatt 1 ist wegen seiner tiefen Stellung nur an der obersten Spitze getroffen. Das Gynäceum besteht aus zwei median gestellten Fruchtblättern, die je eine Samenanlage einschließen. Der anfangs oberständige Fruchtknoten wird später tief mittelständig. Der ihn umgebende Teil des Blütenbodens wächst bedeutend (vgl. Fig. **153**) und schließt ihn zuletzt völlig ein. Der stark in die Breite wuchernde Diskus läßt nur für den Griffel eine schmale Öffnung. Das Diagramm ist aus Fig. **155** unter Ergänzung der Fruchtblätter zu entnehmen. Es entspricht dem Diagramm Fig. **112**. Die Blütenformel lautet $K_5C_5A_1G(^2)$.

III.

Was man auf Grund der Tatsachen des Experiments und der Entwicklungsgeschichte über die Verwandtschaft der Caryophyllaceen-Gattungen unter sich mit aller Vorsicht aussagen kann, ist versuchsweise durch nebenstehendes Schema angedeutet. Man kann dasselbe als Horizontalschnitt durch die Krone des Caryophyllaceen-Stammbaums auffassen. Damit ist, dem Mangel exakter Beweise entsprechend, über die Abstammung der Formen nur sehr Bedingtes gesagt, immerhin aber das ausgedrückt, was über den relativen Zeitpunkt der Kongruenz der Ahnenreihen durch eben jene Tatsachen wahrscheinlich gemacht wird.

Wenn die mit fünfkreisigen Blüten ausgestatteten Caryophyllaceen als Mittel- und Ausgangspunkt aller anderen Formen angenommen werden, so ist das eine bereits von Eichler, Goebel, Pax und Warming vertretene Anschauung. Sie stützt sich auf die Tatsache, daß Formen mit sogenanntem ärmeren Diagramm, also vier- und dreikreisige Blüten, minderzählige Andröceen und Gynäceen usw. oft als Varianten der Gattungen mit fünfkreisigen, durchweg isomeren Blüten, selbst innerhalb solcher Arten vorkommen. Sie stützt sich auf die weitere Tatsache, daß in den ärmeren Blüten diejenigen Glieder, deren Unterdrückung (Schwinden, Abortus) angenommen wird, oft als Rudimente sichtbar werden.

Dem gegenüber ist es unter dem Einfluß neuerer Systeme üblich geworden, die einfachen Formen als primitive zu betrachten, von denen die reicheren abzuleiten seien. Nicht ganz klar äußert sich Wettstein (1911) über das Problem. Er nennt die Caryophyllaceen ein „Endglied der Centrospermenreihe, in welcher es durch Umwandlung eines Teiles der Staubblätter in Korollblätter zu einem doppelten Perianthium“ gekommen ist. In der schematischen Übersicht der Blütendiagramme (pag. 533) wird zwar das fünfkreisige Viscaria-Diagramm durch genetische Linie vom gleichfalls fünfkreisigen Stegnosperma-Diagramm (Phytolaccaceen) abgeleitet. Aber beide Diagramme

Verwandtschaftsschema der Caryophyllaceengattungen.

sind innerhalb ihrer Familie ans Ende gestellt. Man darf daher wohl Wettsteins Standpunkt dahin präzisieren, daß er die einfachen Caryophyllaceen für die primitiven hält. Die gleiche Ansicht vertritt Engler (1909), der im Syllabus von den Caryophyllaceen sagt: „Blüte zyklisch, heterochlamydeisch oder apetal, . . . diplostemon, seltener haplostemon“ . . . Gemäß der in der Einleitung zum Syllabus gegebenen Erklärung der Ausdrücke apetal und apopetal bedeutet das, die kronblattlosen Caryophyllaceen besäßen noch keine Korolle, bzw. hätten nie eine solche besessen. Eingehender wird in den Systematischen Untersuchungen über die Caryophyllaceen mit einfachem Diagramm von Lüders (1907) der Standpunkt vertreten,

daß die ursprünglichen Caryophyllaceen-Blüten aus vier Kreisen, einem Kelchblattkreis, zwei alternierenden Staubblattkreisen und einem Fruchtblattkreis bestehen. Aus ihnen haben sich 1. die noch einfacheren dreikreisigen Formen unter Verlust eines Staubblattkreises, 2. die fünfkreisigen in der Weise entwickelt, daß seriales Dédoublement des äußeren Staubblattkreises eintrat, wobei die inneren Spaltprodukte Staubblätter blieben, die äußeren zu Kronblättern wurden. Hiernach wären die Scleranthoideen die ursprünglichsten Gattungen. Von ihnen führt der Weg einerseits über Habrosia zu den Alsineen und Sileneen, andererseits zu den Polycarpoideen, Paronychioideen usw. Die Methode, die zu solchen Ergebnissen führte, ist die, daß die Diagramme ausgewachsener Blüten gezeichnet, verglichen und in eine Reihe angeordnet werden. Welcher Wert dieser Methode beigemessen wird, ist aus den Worten Lüders zu sehen, wo es (über Habrosia pag. 16) heißt, daß nicht einmal Tatsachen der Entwicklungsgeschichte, also reale, sichtbare Dinge, die auf vergleichend morphologischem, also theoretischem, Wege gewonnenen Anschauungen würden korrigieren können.

Indessen liegen die Mängel dieser Methode auf der Hand. Sie weiß nichts über die Reihenfolge der Entstehung der Blütenglieder zu sagen. Die einzelnen Kreise im gezeichneten Diagramm abzuzählen und so zu beziffern, ist ein willkürliches Verfahren. Bei Scleranthus zum Beispiel sagt Lüders: Die Anordnung der Staubgefäße des zweiten (— inneren —) Kreises wird durch diejenige des ersten (— äußeren —) Kreises in regelmäßiger Alternanz derart bestimmt, daß die dédoublierten Glieder jeweils als einheitliches Organ für den Anschluß des folgenden Kreises maßgebend sind. In Wirklichkeit tritt dieser „folgende“ Kreis zuerst auf, und der von Lüders als erster bezeichnete äußere Staminalkreis ist zeitlich der zweite. Offenbar haben doch, wenn es sich um den sukzessiven Anschluß neuer Blütenkreise handelt, Bezeichnungen wie erster, zweiter, dritter nur zeitlich gefaßt einen Sinn. Das Beste ist, bei den Caryophyllaceen weder erster und zweiter, noch auch äußerer und innerer, sondern Kelch- und Kronstaubblattkreis zu sagen und sich dabei zu merken, daß die Kelchstaubblätter stets früher und — außer bei einigen Silenoideen — weiter innen bzw. höher stehen als die Kronstaubblätter. Man erkennt an diesem Beispiel, wie der subjektive Vergleich irgendwelcher fertiger, morphologischer Verhältnisse zu Deutungen der Genese führen kann, die rein formaler Logik entspringen und den tatsächlichen Geschehnissen zuwider laufen.

Zeigt schon dieses Beispiel, daß der Vergleich von Diagrammen die Verwandtschaft von Blüten kaum zu erhellen vermag, so versagt die Methode vollends in allen den Fällen, wo abortierende Glieder an der jungen Blüte angelegt werden, aber nicht weiter wachsen oder im allgemeinen Wachstum des Blütenbodens aufgehen. Daß die Feststellung solcher Rudimente für die Einsicht in Verwandtschaftsverhältnisse von allergrößter Wichtigkeit ist, kann nicht bezweifelt werden. Im zweiten Teil der Abhandlung wurden solche Rudimente, von denen die Diagramme nichts wissen, mehrfach entwicklungsgeschichtlich nachgewiesen.

Drittens führt die vergleichende Methode zu falschen Meinungen über den Charakter größerer Rudimente. Sie ist zum Beispiel geneigt, alles Spitzliche und Pfriemliche in der Staminalgegend für Staminodien anzusehen. Zuweilen wird ein und dasselbe — homologe — Ding in der einen Art Kronblatt, in der anderen Staminodium genannt. Die Ansicht, daß bei den Caryophyllaceen ein Organ bald Petal-, bald Staminalcharakter annehmen könne, dürfte an zahlreichen Beispielen im zweiten Teil der Abhandlung endgültig widerlegt sein. Die Reihenfolge Kelchblatt → Kronblatt → Kelchstaubblatt → Kronstaubblatt → Fruchtblatt bleibt unverändert, und insbesondere Kronblatt und Kronstaubblatt sind, unbeschadet engster Paarung im Sinne Goebels, nach Zeit und Ort ihres Auftretens streng geschieden. Viele Abbildungen haben dies veranschaulicht und gezeigt, daß das Studium der Entwicklungsgeschichte genaue Feststellungen ermöglicht, wo der Vergleich fertiger Blüten nur zu Mutmaßungen führt.

Die vergleichende Methode vermag aber nicht nur über die Rudimente der Caryophyllaceen-Blüten, sondern auch über die Stellung ihrer normalen Organe nichts exactes zu sagen. Zum Beispiel die Entscheidung, ob Obdiplostemonie vorliegt, wird sie nur dann richtig fällen, wenn zufällig auch in der ausgewachsenen Blüte gut ausgeprägte Obdiplostemonie vorliegt. Das Studium der Blütenentwicklung dagegen zeigt die verschiedene Insertionshöhe der Primordien auch in den Fällen, wo in der fertigen Blüte ein solcher Unterschied kaum nachweisbar ist.

Eine weitere Gefahr der vergleichend morphologischen Methode beruht darin, daß sie in dem Bemühen, Sprünge der progressiven Diagrammreihe zu erklären, Entwicklungsgesetze aufstellt, die aus rein formalen Erwägungen hergeleitet sind. Eine solche a priori-Konstruktion ist zum Beispiel das seriale Dédoublement, durch welches Kronblatt und Kronstaubblatt der fünfkreisigen Caryophyllaceen aus dem äußeren Staminalkreis der vierkreisigen soll entstanden sein. Wiederum ist an

zahlreichen Beispielen, die zu wiederholen unnötig ist, entwicklungsgeschichtlich nachgewiesen, daß die genannte Theorie sich auf keine tatsächlichen Vorgänge am Blütenvegetationspunkt stützen kann. Kronblätter und Kronstaubblätter entwickeln sich zwar räumlich nah beieinander, aber mit großem Zeitunterschied, indem zwischen ihre Anlegungszeiten ein gutes Stück Kelchstaminalentwicklung fällt. Wie soll weiter nach der Theorie erklärt werden, wenn von beiden Spaltprodukten nur eins auftritt, z. B. das Kronblatt, der Platz für das Staubblatt aber leer bleibt, höchstens zuweilen ein Rudiment aufweist. Zweifellos würde man auch hierfür eine Erklärung finden, — aber wieviel zwangloser und vor allem den Tatsachen entsprechend erklärt sich das alles durch die Annahme von ursprünglich fünf Kreisen, deren Reduktionsstufen in den einfacheren Blüten vorliegen.

Ist es so gewiß, daß sich kein alternisepales Primordium der heutigen Caryophyllaceen in zwei radial gestellte Höcker zerlegt, wie es bei Dédoublement sein müßte, so könnte jemand einwenden, daß der fragliche Vorgang dennoch in der Phylogenese einmal stattgefunden und der fünfkreisigen Blüte den Ursprung gegeben habe. Das ist aber eine ganz vage Hypothese, für die heute weder Beweis noch Gegenbeweis vorliegt. Hier genügt es, wahrscheinlich zu machen, daß die heutigen Caryophyllaceen sich sämtlich aus fünfkreisigen Formen entwickelt haben, und daß unsere fünfkreisigen die ursprünglichsten Formen sind, die jetzt existieren. Wie sie ihrerseits entstanden sind, bleibt außer Betracht. Wie die Caryophyllaceen in die Centrospermenreihe einzuordnen sind, insbesondere ob die Entwicklung von den Phytolaccaceen zu den Caryophyllaceen oder umgekehrt geführt hat, muß vorerst unerörtert bleiben.

Eine Hauptstütze der Anschauung, daß die Caryophyllaceenreihe eine Reduktionsreihe ist, beruht auf dem im ersten Teil geführten Beweis, daß man die Stellaria media — als Typus einer fünfkreisigen Form — künstlich reduzieren kann, und daß ihre Reduktionsstufen, inbegriffen das Schwinden der Teile, das Auftreten von Rudimenten usw., *sich zu einer Reihe ordnen, die sich vollkommen deckt mit den Reduktionsstufen der ganzen Caryophyllaceenreihe, wie sie im zweiten Teil der Abhandlung entwicklungsgeschichtlich erschlossen wurde.* Wir haben gesehen, wie diejenigen Blütenglieder, die z. B. einer *Stellaria* verloren gehen, wenn sie zur Reduktion schreitet, dieselben sind, die bei den Formen mit armem Diagramm überhaupt vermißt

werden. Wiederum dieselben Glieder sind oft auf jungen Entwicklungsstadien der Blüten nachweisbar, auch wenn später keine Spur von ihnen zu sehen ist.

Ordnet man unter Zugrundelegung dieser Ergebnisse die Reihe der Caryophyllaceen, so sind die Alsineen im engeren Sinne die primitivsten Formen. Es sind die im Zentrum unseres Stammbaumquerschnittes stehenden Gattungen. Unter ihnen befinden sich mit Stellaria, Arenaria, Cerastium, Alsine die größten Kosmopoliten. Ausgestattet mit der zähen Lebenskraft der Unkräuter, scheinen sie auch durch die selbst unter Caryophyllaceen sonst unerreichte Variabilität und Plastizität der Blüten sich als diejenigen Formen auszuweisen, die den alten Familientypus am reinsten überliefert, zugleich allen den Formen, die wir heute um sie herum gruppieren, den Ursprung gegeben haben. Ermißt man die Starrheit, mit der die meisten anderen Caryophyllaceen ihre Blütenform ontogenetisch reproduzieren, so wird man den leicht veränderlichen Alsineen die Fähigkeit zutrauen, noch heute neue Linien abzuspalten. Vielleicht ist die apetale Stellaria eine solche, unter dem Zwang äußerer Umstände sich eben fixierende Art.

Unstreitig minder primitiv sind die um Silene gescharten Formen. Die vordem freien Kelchblätter verwachsen, die Pflanzen werden armblütiger, statt beider Vorblätter ist oft nur eins fertil, oft zeugt nur eine Endblüte „von der Reduktion reichblütiger Blütenstände“ (Pax, l. c.) Gegenüber den offenen, einem größeren Besucherkreis zugänglichen Alsineenblüten „reservieren die röhrenförmigen Blüten der Sileneen ihren tief verborgenen Honig einem beschränkten Kreis“, insbesondere Schmetterlingen. Die bei Alsineen nur zuweilen vorhandene Dichogamie wird bei den Sileneen zur Regel (Schulz, l. c.) Geschlechtsdimorphismus kommt bei Alsineen gewissermaßen als Variante vor, bei Sileneen ist er häufig und konstant.

Innerhalb der Silenegruppe finden Reduktionen statt, die mit den Reduktionstendenzen der Alsineen parallel gehen. Es gibt mikropetale und apetale Formen, eingeschlechtige Blüten mit Rudimenten des fehlenden Geschlechts. Die Diantheen vermindern die Fruchtblattzahl von ursprünglich fünf auf zwei, wobei Rückschläge vorkommen. Uebelinia hat nur fünf Staubblätter, kleine Kronblätter und eine verminderte Zahl von Samenanlagen an reduzierter Mittelsäule. Auch Velezia zeigt die für die Caryophyllaceen charakteristische Schwäche der Petalsektoren. Die Kronstaubblätter sind selten fünf-, meist minderzählig. Die Zahl der Samenanlagen ist reduziert. Drypis vollends

hat gar keine Kronstamina und nur zwei Samenanlagen, von denen eine reift.

Eine kürzere Reihe mit gleichen Reduktionstendenzen geht von der noch ganz alsinoiden Spergula über Spergularia zu Telephium. Auch hier gehen die Kronstamina schließlich verloren, und der Fruchtknoten wird reduziert.

Brachystemma und Buffonia verhalten sich normal, die Zahl der Fruchtblätter und die der Samenanlagen ist gesunken, Buffonia kann durch Schwinden der Kronstamina vierkreisig werden und sogar den Kelchstaubblattkreis etwas reduzieren.

Die fünfkreisige Queria charakterisiert sich in ihrer Blütenentwicklung ganz als Alsinee. Andererseits ist zu beachten, daß ihre Blüten gern zu dreien beisammen stehen, von starren, mehrfach verzweigten Sprossen begrenzten Wachstums umschlossen, ganz ähnlich wie es bei Cometes und Pteranthus der Fall ist. An letztere erinnert ferner die Einsamigkeit, die Verhornung des Blütenbodens, die öftere Verkümmerung der Seitenblüten und der Zusammenschluß der Staubblattbasen zu einem Ringe.

Es sei nunmehr daran erinnert, daß sich unter den Alsineen im engeren Sinn die Schwäche der Petalsektoren auf zweierlei Weise offenbart. Die einen, wie Stellaria, Arenaria, reduzieren zuerst die Kronstamina, die anderen, wie Sagina, Moehringia zuerst die Kronblätter. Schiedea und Alsinodendron sind Alsineen im weiteren Sinne, bei denen der zweite Fall stark in Erscheinung tritt. Sie haben noch beide Staubblattkreise, aber keine Kronblätter mehr. Einen Schritt weiter geht Scleranthus. Auch hier sind beide Staminalkreise vorhanden, die Kronblätter geschwunden. Dazu wird der Fruchtknoten nahezu unterständig und einsamig. Das Typische bei dieser Gattung liegt darin, daß der Kronstaminalkreis stets vollzählig ist, während die Kelchstaubblätter bis auf zwei schwinden können. Eine mit soviel Merkmalen sekundären Charakters und einseitiger Entwicklung ausgestattete Gattung an den Anfang der ganzen Reihe zu stellen, ist nicht angängig. Viel aussichtsreicher ist der neuerdings von Vierhapper (l. c.) gemachte Versuch, Scleranthus in direkte Gefolgschaft der Alsineen zu bringen, wie es auch hier geschieht.

Wird der bei Scleranthus auf Zweizahl reduzierte Kelchstaubblattkreis auf Eins oder gar Null gebracht, so hat man den Typus von Colobanthus. Damit ist aber ein Diagramm erreicht (Fig. 89), das gar nicht mehr caryophyllaceenartig aussieht. Vielleicht stellt man die Gattung doch besser zu den Portulaccaceen, wie schon Fenzl

tat. Sie würde immerhin hier wie dort ein Außenseiter bleiben. Die Zuteilung einer solchen interfamiliaren Gattung erscheint belanglos.

Dagegen gehören Cometes, Pteranthus und Dicheranthus zweifellos in die Gegend von Queria, Schiedea und Alsinodendron. Der Fruchtknoten ist reduziert, bei Cometes fehlen die Kronstamina, bei den anderen die Kronblätter. Ob die drei Gattungen unter sich eng zusammengehören, wird von Vierhappner mit Recht bezweifelt.

Ein anderer an der Hand von Rudimenten verfolgbarer Übergang von Fünf- zu Vierkreisigkeit erfolgt innerhalb der Gattung Polycarpaea, wie im zweiten Teile ausführlich besprochen. Es schwinden die Kronstaubblätter, die bei den anderen sogenannten Polycarpoideen restlos abortieren und sich höchstens durch einen leeren Platz am Vegetationskegel in Erinnerung bringen. Die Progression erfolgt innerhalb der Gruppe unter Abort der Kelchstaubblätter bis auf eins, Verminderung der Fruchtblattzahl auf zwei, verbunden mit perigyner Versenkung, und läßt endlich im extremen Fall (Cerdia, Ortegia) auch die Kronblätter bis auf winzige Rudimente schwinden.

Eine Übergangsgattung, Polycarpaea vergleichbar, ist auch Habrosia. Sie verdient mehr als z. B. Buffonia oder Schiedea den Namen einer Alsinee. Die Kronblätter sind wohl ausgebildet, die Kronstamina nur zuweilen; zwischen den beiden Fruchtblättern steht eine wohlerhaltene Mittelsäule. Wie bei einer Verschiedenheit aller wichtigen Glieder diese Gattung mit Scleranthus vereinigt werden konnte, erscheint rätselhaft. Um nur eine kurze Parallele zu ziehen, sei verglichen:

Scleranthus	Habrosia
Petala: keine	stets fünf
Kelchstamina: meist zwei	stets fünf
Kronstamina: stets fünf	selten fünf
Gynäceum: wird unterständig	bleibt rein oberständig
Mittelsäule: fehlt	wohl ausgebildet
Samenanlagen: eine	zwei
Mikropyle: nach oben	nach unten
Pollen: Pentagondodecaeder mit je einer großen Pore auf jeder Fläche.	typischer runder Pollen mit kleinen Poren.

Nahe Habrosia steht Sphaerocoma. Einen Übergang von Fünf- zu Vierkreisigkeit stellt auch Herniaria dar, wo an der Außenseite der Kronstaminodien zuweilen Pedalrudimente auftreten. Alle anderen, sonst mit Herniaria vereinigten sogenannten Par-

onychieen sind rein vierkreisig unter Abort der Kronstamina. Auch in dieser Gruppe werden schließlich die Kronblätter immer unansehnlicher, verspäten sich bisweilen im Anftreten, und die Kelchstaubblätter schwinden bis auf eins (Polichia).

Kurze Übersicht der Hauptergebnisse.

Stellaria media besitzt außer der ihr eigenen, erblichen Variabilität des Andröceums und Gynäceums, die von äußeren Bedingungen unabhängig zu sein scheint, eine Veränderlichkeit der Blütenstruktur, die als Funktion der Außenbedingungen erwiesen wurde. Die typisch fünfkreisige Blüte kann bis auf Dreikreisigkeit reduziert, die Gliederzahl der einzelnen Kreise vermindert werden. Dies wurde erzielt durch Unterernährung der ganzen Pflanze oder korrelativ durch einseitige Begünstigung des vegetativen Wachstums. Die einzelnen Reduktionsstufen der Stellaria bilden eine Reihe, die sich mit der entwicklungsgeschichtlich erschlossenen Reduktionsreihe der Caryophyllaceen vollkommen deckt. Durch Studium der Blütenentwicklung wurde nachgewiesen, daß bei den Gattungen mit einfachem Diagramm dieselben Glieder abortieren bzw. als Rudimente auftreten, die bei reduzierenden Alsineen wie Stellaria zu schwinden pflegen. Die von manchen Autoren vertretene, auf vergleichend morphologischem Weg gewonnene Anschauung, daß die Caryophyllaceen mit einfachem Diagramm die phylogenetisch älteren seien, ist daher unhaltbar. Vielmehr ist anzunehmen, daß die Formen mit fünfkreisigen Diagrammen, insbesondere die Alsineen, die ursprünglichsten darstellen, von denen aus eine Entwicklung reduktiver Natur zu den Formen mit einfachem Diagramm geführt hat, ganz analog dem Reduktionsvorgang, den die Ontogenese mancher Alsineen noch heute erlebt.

Zum Schlusse möchte ich meinem hochverehrten Lehrer und Chef, Herrn Geheimrat von Goebel, unter dessen Leitung die Arbeit durchgeführt wurde, für seine stete, gütige Anregung und Unterstützung herzlich danken. Ebenso bin ich Herrn Geheimrat Radlkofer für die Überlassung des wertvollen Herbarmaterials aus dem Kgl. Staatsherbarium zu aufrichtigem Danke verpflichtet.

Literatur.

Baillon, H. E., Histoire des Plantes 1887.

Bateson, A., The effect of Cross-Fertilization on inconspicuous flowers. Annals of Botany 1887/88.

Béguinot, A., Ricerche intorno al polimorphismo dell Stellaria media in rapp. alle sue condizioni di esistenza. Studio monographico. Nuovo Giorn. bot. ital. 1910, Vol. XVII.

Bentham and Hooker, Genera plantarum, 1862/67, Vol. I.

Bentham and Mueller, Flora Australiensis, 1863, Vol. I.

Bonnet, E. E., Observations sur la structure anatomique etc. des Paronychiées et Caryophyllacées. Paris 1908.

Celakovsky, L., Morphologische Beobachtungen. Prag 1881. Über ideale und kongenitale Vorgänge der Phytomorphologie. Flora 1884. Das Reduktionsgesetz der Blüten, das Dédoublement und die Obdioplosemtonie. Sitzber. d. kgl. böhm. Ges. d. Wiss. 1894, Bd. III. Über den phylogenetischen Entwicklungsgang der Blüten. Sitzber. d. kgl. böhm. Ges. d. Wiss. 1896, Bd. XI.

Eichler, Blütendiagramme, 1875/78.

Engler, A., Syllabus, 1909, 6. Aufl.

Familler, I., Biogenetische Untersuchungen über verkümmerte und umgebildete Sexualorgane. Flora 1896.

Fisch, E., Beiträge zur Blütenbiologie. Bibliotheca botanica 1899, H. 48.

Garcke, A., Illustrierte Flora von Deutschland, 1912, 21. Aufl.

Goebel, K., Organographie, 1900, Bd. II. Über die kleistogamen Blüten und die Anpassungstheorien. Biol. Zentralbl. 1904, Bd. XXIV. Über gepaarte Blattanlagen. Flora 1911. Organographie, 1913, Bd. I, 2. Aufl.

Groß, L., Beiträge zur Flora des Maintales. Mitt. d. bad. Landesv. f. Naturk. 1908.

Hegi, G., Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Bd. III.

Jösting, F., Beiträge zur Anatomie der Sperguleen usw. Beih. z. bot. Zentralbl. 1902, Bd. XII.

Klebs, K., Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen 1903. Über Variationen der Blüten. Jahrb. f. wiss. Bot. 1905, Bd. XLII, H. 2.

Lister, G., On the origin of placentas in the tribe Alsineae of the order Caryophylleae. Linn. Soc. Journ. Bot. 1883, Vol. XX.

Lüders, H., Systematische Untersuchungen über die Caryophyllaceen mit einfachem Diagramm. Bot. Jahrb. 1907, Bd. XV, H. 2.

Ludwig, F., Gynodimorphismus der Alsineen. Bot. Zentralbl. 1880.

Martius, C. v., Beiträge zur Kenntnis der natürlichen Familie der Amaranthaceen. Acta Acad. Caes. Leop. Carol. Nat. Cur. 1826, Vol. XIII.

Payer, Organogénie de la fleur.

Pax, F., Die Caryophyllaceen in Engler und Prantls Natürlichen Pflanzenfamilien 1889, Bd. III, 1b.

Reinöhl, F., Die Variation im Andröceum von Stellaria media. Bot. Zentralbl. 1903.

Rohrbach, P., Monographie der Gattung Silene, 1868.

Sabransky, A., Über Stellaria graminea I. Österr. bot. Zeitschr. 1910.

Schaefer, B., Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des Fruchtknotens und der Plazenten. Flora 1890.

Schulz, A., Beiträge zur Kenntnis der Bestäubungseinrichtungen und der Geschlechtsverteilung bei den Pflanzen. Bibliotheca botanica 1888/90, Heft 10 und 17.

Ders., Das Blühen von Stellaria media. Ber. d. D. bot. Ges. 1906.

Schumann, K., Blütenmorphologische Studien. Pringsheim's Jahrb. 1889. Neue Untersuchungen über den Blütenanschluß 1890.

Schwarze, C., Vergleichend-entwicklungsgeschichtliche und histologische Untersuchungen reduzierter Staubblätter. Pringsheim's Jahrb. 1914, Bd. LIV.

Vierhapper, F., Die systematische Stellung der Gattung Scleranthus. Österr. bot. Zeitschr. 1907, Bd. XVII.

Vöchting, H., Über Blütenanomalien. Jahrb. f. wiss. Bot. 1893, Bd. XXI. Über den Einfluß des Lichtes auf die Gestaltung und Anlage der Blüten. Jahrb. f. wiss. Bot. 1893, Bd. XXV.

Warming, E., Om Caryophyllaceernes blomster. Kopenhagen 1890.

Warming-Möbius, Systematik, 1911. Deutsche Ausgabe, 3. Aufl.

Wettstein, R. v., Handbuch der systematischen Botanik, 1911, 2. Aufl.

Wydler, H., Über die symmetrische Verzweigungsweise dichotomer Infloreszenzen. Flora 1851.

Nochmals: Aktives Eiweiß und Tannin in Pflanzenzellen.

Von **O. Loew** und **Th. Bokorny**.

Vor kurzem hat Wisselingh[1]) einen Artikel veröffentlicht, in welchem er seine Behauptung wiederholt, daß die Fällungen durch Basen in Spirogyrazellen lediglich Gerbstoff-Fällungen seien. Der Artikel scheint wesentlich eine Übersetzung eines schon im Jahre 1911 in Holland publizierten zu sein[2]), denn er nimmt gar keine Rücksicht auf unsere inzwischen erfolgte Widerlegung, welche in Flora 1911, Bd. CII, pag. 113 und 1914, Bd. CVII, pag. 111 erschienen ist[3]). Wir müssen daher die Leser, welche in dieser Sache sich ein richtiges Urteil bilden wollen, ersuchen, nach dem Grundsatz: „audiatur et altera pars", unsere Widerlegung in Betracht zu ziehen.

Zur Charakterisierung der Mitteilung Wisselingh's seien hier jedoch noch einige weitere Bemerkungen veröffentlicht. Wisselingh sucht des Langen und Breiten zu zeigen, daß verschiedene organische Basen mit Gerbstoff schwerlösliche Niederschläge geben. Dieses Faktum ist indessen jedem Anfänger in Chemie und Botanik bekannt. Ja schon vor mehr als 80 Jahren war dieses eine bekannte Sache gewesen und es wurde Gerbstoff schon damals benützt, um Alkaloide aus wässerigen Pflanzenextrakten zu fällen und zu isolieren[4]).

Wisselingh scheint nicht zu wissen, daß sich die Verbindungen von Gerbstoff mit Alkaloiden schon in verdünntem Alkohol auflösen, während die Ausscheidungen in den Zellen von Spirogyra schon durch verdünnten Alkohol ihre Löslichkeit in Wasser verlieren und starker Alkohol sie selbst beim Kochen nicht auflöst. Daß die Coffeinproteosomen in Spirogyrazellen nicht gerbsaures Coffein sind, hätte Wisselingh auch aus seiner richtigen Beobachtung schließen können, daß diese Ausscheidungen nach einer gewissen Zeit unlöslich in warmem Wasser werden. Warum hat Wisselingh es versäumt zu prüfen, ob auch das aus Gerbstoff und Coffein in vitro erzeugte Präzipitat allmählich unlöslich wird?

---

1) Beihefte zum Botan. Zentralbl. 1915, Bd. XXXII, pag. 155.

2) Proceedings of the Kgl. Akademie van Wetensch. Amsterdam 1911.

3) Vgl. auch: Über eine labile Eiweißform usw. Biochem. Zeitschr. LXXI, pag. 306; ferner die Schrift: Die chem. Energie der lebenden Zellen, Kap. 6 u. 7, bes. pag. 72.

4) S. Berzelius, Lehrbuch der Chemie, 1837, Bd. VI, pag. 266.

Er konnte kein Eiweiß in den Ausscheidungen nachweisen. Was es damit für eine Bewandtnis hat, geht wohl schon daraus hervor, daß es ihm ebensowenig gelang, in den aggregierten Massen der Droseratentakeln Eiweiß nachzuweisen[1]). Es müßte also nach seinem Befund der Gerbstoff der Aggregation fähig sein! — Obwohl wir wiederholt erwähnt haben, daß die Proteosomen Millon's Reaktion geben, so sei hier doch nochmals betont, daß diese Reaktion sehr schön und klar auf folgende Weise gelingt: Man läßt die Spirogyrafäden in kaltabgesättigter Coffeinlösung 5—6 Tage, so daß die meisten Zellen abgestorben und die Proteosomen koaguliert sind. Die Fäden werden dann in Millon's Lösung in einer Proberöhre im Wasserbade 1 Stunde lang erhitzt. Die charakteristische Reaktion ist sowohl makroskopisch wie mikroskopisch ganz klar und überzeugend eingetreten. Was die Biuretreaktion betrifft, so wird sie in gerbstoffreichen Zellen dadurch etwas beeinträchtigt, daß der Gerbstoffgehalt der Proteosomen mit dem angewandten Ätzkali eine gelbe Färbung gibt. — Jedoch gelingt die Gelbfärbung mit Jod und mit rauchender Salpetersäure. Jeder Zweifel muß aber schwinden, durch den Nachweis der Koagulation bei 56°, durch Behandeln mit 20%igem Alkohol und durch verdünnte Säuren.

Da Gerbstofflösungen mit verdünntem Ammoniak keine Ausscheidungen liefern, während Ammoniak bei Spirogyren sogar in einer Verdünnung von 0,001% noch Ausscheidungen hervorbringt, so hilft sich Wisselingh mit der Annahme, daß Kalksalze in den Spirogyrazellen gespeichert seien, und daß das sich bildende gerbsaure Ammoniak den Kalk dieser Salze als gerbsauren Kalk niederschlage. Aber warum hat denn Wisselingh nicht den gespeicherten Kalk mit Oxalsäure nachzuweisen versucht? Wenn man eiweißreiche Spirogyra mit einer 1%igen Lösung von Kaliumoxalat behandelt, so ist in einigen Minuten der Zellkern abgetötet, ein Beweis, daß das Oxalat eingedrungen ist. Aber es zeigt sich weder jetzt noch nach dem später erfolgenden Tod des Zytoplasmas eine Ausfällung im Zellsaft von Kalziumoxalat. Nur in speziellen Fällen kommen Minimalmengen von Kalksalzen in Zellsaft der Spirogyren vor. Auch um gerbsaure Magnesia kann es sich nicht bei jenem Niederschlag handeln, denn Magnesiasalze können in gesunden Zellen niemals gespeichert werden, wenn nicht zugleich Kalksalze vorhanden sind, welche die Giftwirkung der Magnesia paralysieren.

---

1) Er schreibt pag. 180: „Im Gegensatz zu de Vries gelang es mir auch nicht, die Eiweißnatur der Niederschläge in den Tentakeln von Drosera rotundifolia auf mikrochemischem Wege festzustellen, während ich in denselben leicht Gerbstoff nachweisen konnte.“

Es kann nach zahlreichen Beobachtungen verschiedener Autoren kein Zweifel darüber bestehen, daß Gerbstoffe ein häufiges Nebenprodukt sind, einerseits bei der Assimilationstätigkeit in den grünen Blättern andererseits bei der Eiweißbildung. Da zur Eiweißerzeugung in grünen Pflanzen aber wohl stets Glukose als kohlenstoffhaltiges Material dient, so läßt sich also die Gerbstoffbildung allgemein als ein häufig eintretender Nebenvorgang beim Umsatz von Glukose auffassen. Dieser Vorgang dürfte durch alkalische Reaktion[1]) im Zellkern und Chloroplasten begünstigt werden. Wo Speicherung von Eiweiß stattfindet, da ist deshalb auch häufig etwas Gerbstoff vorhanden. In Spirogyrenzellen wechselt dieser Gehalt jedoch ganz bedeutend und während man öfters beim Auskochen von Spirogyra mit Wasser in diesem eine stark blaue Färbung mit Eisenvitriol erhält, wird manchmal gar keine deutliche Spur von Färbung erhalten.

Wisselingh meint, daß, wenn Gerbstoff und Eiweiß gleichzeitig im Zellsaft vorhanden wären, ein Niederschlag von gerbsaurem Eiweiß im Zellsaft vorhanden sein müßte. Diesen Einwand haben wir uns selbst schon vor langer Zeit gemacht und denselben folgendermaßen erledigt: In den lebenden Spirogyrazellen handelt es sich ja nicht um Speicherung gewöhnlichen Eiweißes, sondern es ist eine äußerst labile Form vorhanden, wie sie zum Aufbau der lebenden Materie dienen kann. Diese labile Form verhält sich in vieler Hinsicht radikal verschieden von dem gewöhnlichen passiven Eiweiß und die Folgerung, daß dieses labile Eiweiß nur eine sehr lockere lösliche Verbindung mit Gerbstoff liefern kann, aber nicht eine innige unlösliche, wird dadurch gestützt, daß das lebende Protoplasma sich überhaupt nicht mit Gerbstoff verbindet, obwohl es doch aus Eiweißstoffen aufgebaut ist. Nur totes Protoplasma nimmt etwas Gerbstoff auf, was besonders am Nucleus mit Eisenvitriol sehr schön sichtbar gemacht werden kann. — Beim Absterben der Zellen nun erfolgt bald nach dem Tode auch die Umlagerung des gespeicherten labilen Reserve-Eiweißes zur passiven Form. Diese oft sehr kurze Spanne Zeit zwischen Absterben des Zytoplasmas und Umlagerung des labilen Reserve-Eiweißes reicht hin, dem Gerbstoff das Herausfiltrieren durch das nun sehr porös gewordene tote Zytoplasma zu ermöglichen. Wenn dann die Umlagerung der labilen Eiweißform zur stabilen Form erfolgt ist, ist häufig auch kein oder nur sehr wenig Gerbstoff mehr vorhanden. Immerhin findet man häufig in ab-

1) Es ist den Chemikern seit langer Zeit bekannt, daß Glukose beim Behandeln mit Kalilösung u. a. auch etwas Brenzkatechin liefert, das gewissen Gerbstoffe nahe steht.

gestorbenen Zellen eine Trübung oder feinen Niederschlag vor, der mit Eisenvitriol den Gerbstoffgehalt leicht erkennen läßt und kaum etwas anderes sein kann als gerbsaures Eiweiß.

Um jedoch alles gelöste aktive Eiweiß in der Form des gewöhnlichen gerbsauren Eiweißes zu fällen, muß Sorge getragen werden, daß beim Abtöten der Zellen die Umlagerung der labilen Eiweißform rascher erfolgt als der Austritt des Gerbstoffes. Dieses ist uns auch auf folgende Weise gelungen: Man legt eiweißreiche Spirogyrafäden 5 Minuten in 5 ccm einer Mischung einer 10%igen Salpeterlösung mit 1 ccm einer Jodjodkaliumlösung, welche 10% Jodkalium und 2% freies Jod enthält. Das Zytoplasma wird momentan abgetötet und nur in wenigen Zellen entgeht der Tonoplast noch kurze Zeit der Abtötung, denn hier und da ist anomale Plasmolyse zu erkennen. Das eindringende Jod bringt die Umlagerung des gespeicherten labilen Albumins zu passiven rascher zustande, als der Austritt des Gerbstoffes aus den Zellen erfolgen kann, und es entsteht ein überaus kopiöser Niederschlag in den Zellen, der nichts anderes sein kann als gerbsaures Eiweiß; denn er gibt Reaktion auf Gerbstoff mit Eisenvitriol, Reaktion auf Eiweiß mit Millon's Lösung, er ist unlöslich in Wasser und in Alkohol, unlöslich oder schwer löslich in verdünnten Säuren, aber leicht löslich in Ammoniak — genau wie gewöhnliches gerbsaures Eiweiß.

Die von Wisselingh erwähnte Tatsache, daß bei kopulierenden Zellen der Gerbstoffgehalt abnimmt, ist schon vor langer Zeit sowohl von uns, als auch von Büttner und von Pennington beobachtet worden. Gerbstoff nimmt nach unseren Beobachtungen immer dann ab, wenn der Eiweißverbrauch gesteigert wird und Eiweiß sich nicht mehr ansammeln, oder nicht bilden kann, worauf wir längst hingewiesen haben[1]).

Wisselingh schließt aus der mangelhaften Querwandbildung oder Ausbleiben derselben, wenn die Zellteilung in mit Antipyrin behandelten Spirogyrazellen einsetzt, daß Gerbstoff zur Querwandbildung diene. In solchen Zellen, wo der Gerbstoff ausgefällt sei, könne deshalb keine Querwand entstehen. Diesen Schluß halten wir für gänzlich unphysiologisch. Es müßte sehr sonderbar hergehen, wenn statt des Stärkemehls resp. Glukose der Gerbstoff das Material zur Zellulosebildung sein sollte. Das wäre die Kirche ums Dorf getragen. So

1) Daß Gerbstoff unter Umständen — natürlich unter totaler Aufspaltung und teilweiser Oxydation — zur Eiweißbildung dienen kann, haben uns schon vor vielen Jahren Versuche mit Schimmelpilzen klar bewiesen.

arbeiten die Zellen sicherlich nicht, zumal dann in gerbstofffreien Zellen die Zellwandbildung nach anderen Prinzipien stattfinden müßte, als in gerbstoffhaltigen. — Es liegt die Folgerung wohl näher, daß eine, durch Antipyrin halbvergiftete Zelle überhaupt nicht mehr alle Funktionen in normaler Weise ausüben kann. Daß hier die Empfänglichkeit gegenüber solchen Giften bei verschiedenen Organismen etwas verschieden sein kann, ist nicht ausgeschlossen.

Aus den Zeichnungen, welche den Artikel Wisselingh's beigegeben sind, kann man sofort ersehen, daß die von ihm benützte Spirogyra maxima recht arm an aktivem Eiweiß war. Immerhin würden die in diesen Zellen mit Coffein erhaltenen Ausscheidungen manche Reaktion ermöglicht haben, besonders den Nachweis der dreifachen Koagulation (s. oben).

Da so lange Irrtümer in puncto Proteosomen vorkommen können, als Objekte benützt werden, die zu arm an aktiven Albumin sind, so sei hier speziell betont, daß das beste Objekt unter den Algen für diese Versuche Spirogyra majuscula ist, und zwar im Herbst, wenn sie aus Bassins gesammelt wird, welche im Frühjahr gedüngte Erde erhalten hatten. Auch durch Züchtung in Nährlösungen von genügender Verdünnung, besonders wenn durch Weglassung der Phosphate die Zellvermehrung hintangehalten wird, kann in 4—6 Wochen eine sehr bedeutende Anhäufung von aktivem Albumin erzielt werden. Auch ist niedere Temperatur (12—16°) günstiger wie eine höhere, weil sonst verschiedene Parasiten (Chytridien und Pseudospora) in ihrer Entwicklung zu stark gefördert werden. Es verdient besondere Beachtung, daß manche andere Spirogyra-Arten unter denselben Bedingungen und in den gleichen Gefäßen, wie Spirogyra majuscula nur sehr wenig aktives Albumin aufspeichern, wie z. B. Spirogyra nitida. Die Stärke häuft sich hier in Massen an, aber die Eiweißbildung findet viel schwieriger statt, als bei jener, welche geradezu enorme Mengen Eiweiß zu speichern fähig ist, während ihre Stärkekörner wohl infolge davon nur klein bleiben.

Wisselingh hätte sich auch sehr leicht dadurch überzeugen können, daß die mit Coffein in den Zellen erzeugten Proteosomen kein gerbsaures Coffein sind, indem er den mit Alkohol extrahierten und mit Coffein gefällten Gerbstoff ebenso weitergeprüft hätte, wie die Proteosomen selbst. Er hätte dann im Verhalten zu 20%igem Alkohol, sowie bei Behandlung mit verdünntem Ammoniak einen enormen Gegensatz konstatieren können. Er hätte daraus die Überzeugung gewinnen können, daß gerbsaures Coffein in den Proteosomen nur als Beimengung

enthalten sein kann. Selbst nach 4 Monaten in feuchtem Zustande der Luft ausgesetzt, bleibt das gerbsaure Coffein im warmen Wasser leicht löslich, während die Proteosomen schon einige Tage nach ihrer Bildung unter Vakuolisierung fest und unlöslich werden, d. h. koagulieren wie das Protoplasma beim Absterben.

Wenn man Proteosomen mit gewissen Farbstoffen behandelt, so verhalten sie sich im koagulierten Zustand verschieden vom labilen ursprünglichen Zustand. Nach Wisselingh's Auffassung müßte der Gerbstoff aber in beiden Fällen in gleicher Weise die Farbstoffe an sich ziehen, mit denen er Niederschläge zu geben fähig ist. Siehe hierüber auch die Versuche des einen von uns mit Methylgrün, Neutralrot und Methylenblau[1]). Bismarckbraun in 0,1 promille-Lösung wird in 1 Stunde intensiv von frischen Proteosomen gespeichert, während Gerbstoff selbst in konzentrierter Lösung mit diesem Farbstoff gar keine unlösliche Verbindung gibt. Umgelagerte Proteosomen färben sich, ceteris paribus, in gleicher Zeit nicht oder nur äußerst schwach mit Bismarckbraun. Schließlich dürfte wohl die Bitte nicht unberechtigt sein, daß Wisselingh die Proteosomen ebenso gründlich chemisch prüfen möchte, als wie wir es getan haben.

---

1) O. Loew, Flora, Bd. CIX, pag. 61. — Biochem. Zeitschr. Bd. LXXI, pag. 315.

2) Wie energisch Bismarckbraun durch Verbindung mit dem lebenden Protoplasma dasselbe abtötet, geht daraus hervor, daß der Zellkern von Spirogyra majuscula schon nach 2 Min. in einer 0,1 promille-Lösung von Bismarckbraun sich von der Linse zur Kugel kontrahiert.

Eingegangene Literatur.

Cohn's Beiträge zur Biologie der Pflanzen, herausgeg. von F. Rosen, Bd. XIII, H. 2 (Enthält: O. Liehr, Ist die angenommene Verwandtschaft der Helobiae und Polycarpicae auch in ihrer Cytologie zu erkennen? Mit Tafel III—IV; Reinh. Lange, Beiträge zur biolog. Blütenanatomie. Mit Tafel VII—VIII; E. Theune, Beiträge zur Biologie einiger geokarper Pflanzen. Mit Tafel IX. Verlag von J. U. Kern (Max Müller), Breslau. Preis: 16 M.).

W. Junk, Bibliographiae botanicae supplementum. Berlin 1916.

E. Molisch, Pflanzenphysiologie als Theorie der Gärtnerei. Mit 129 Abbildungen im Texte. Jena 1916, Verlag von G. Fischer. Preis: 10 M.

Prantl-Pax, Lehrbuch der Botanik, 14. Aufl. Verlag von Wilh. Engelmann, Leipzig. Preis: geb. 8 M.

Schmeil, Lehrbuch der Botanik, 35. Aufl. Verlag von Quelle u. Meyer in Leipzig. Preis: geb. M. 6,60.

Druck von Ant. Kämpfe in Jena.

FLORA

ODER

ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG

FRÜHER HERAUSGEGEBEN

VON DER

KGL. BAYER. BOTANISCHEN GESELLSCHAFT IN REGENSBURG

NEUE FOLGE. ZEHNTER BAND

(DER GANZEN REIHE 110. BAND)

HERAUSGEGEBEN VON

DR. K. GOEBEL

PROFESSOR DER BOTANIK IN MÜNCHEN

MIT 11 TAFELN UND 346 ABBILDUNGEN IM TEXT

SEMPER BONIS ARTIBUS

JENA

VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1918

Inhaltsverzeichnis.

Die Verteilung des Anthocyans bei Coleusspielarten.

Von **Ernst Küster**.

(Mit 27 Abbildungen im Text.)

Die Verteilung anthocyanhaltiger Zellen über ein Pflanzenorgan ist entweder eine gleichmäßige, so daß dieses in allen Teilen sich gefärbt zeigt — oder es wechseln anthocyanhaltige Areale mit anthocyanfreien: die Organe erscheinen dann gefleckt oder gesprenkelt oder in irgendeiner anderen Weise „gezeichnet".

In anthocyanhaltigen Pflanzenorganen finden wir — wie bekannt — entweder alle Gewebeschichten mit Pigment versorgt — oder es lassen sich anthocyanhaltige Gewebelagen neben anthocyanfreien unterscheiden. Blätter, die keinerlei „Zeichnung" auf ihren Spreiten erkennen lassen, zeigen auf dem Querschnitt oft rote Schichten neben farblosen — rote Epidermen über anthocyanfreiem Mesophyll, rotes Mesophyll zwischen farblosen Epidermen, anthocyanhaltige Grundgewebelagen in regelmäßigem Wechsel mit anthocyanfreien und ähnliches mehr[1]).

Bei der kausalen Behandlung der Frage nach der ungleichmäßigen Verteilung anthocyanhaltiger Zellen im Gewebematerial eines Pflanzenorgans werden diejenigen Fälle verhältnismäßig leicht verständlich scheinen, in welchen unterschiedliche Gewebeformen eines Organs auch hinsichtlich der Anthocyanbildung sich ungleich verhalten. Wir wissen aus Beobachtungen und aus Versuchen der verschiedensten Art, daß Epidermis und Grundgewebe des nämlichen Organs auf gleiche Reize mit verschiedenartigen Reaktionen antworten können, so daß auch ihr differentes Entwicklungsschicksal, das sich in der ungleichen Färbung ausspricht, nicht überraschen kann. Analoge Unterschiede in der Veranlagung verschiedener Zellen- oder Gewebesorten werden für Erklärung der Erscheinung heranzuziehen sein, daß sich hinsichtlich der Anthocyanproduktion auch die Schließzellen von den Nebenzellen, Drüsenköpfe von Drüsenstielen unterscheiden können u. dgl. m.

Weiterhin erscheinen uns diejenigen Fälle kausal gut verständlich, in welchen die Lage der gleichen Gewebeformen angehörigen Zellen

1) Vgl. z. B. Hassack, C., Untersuchungen über den anatomischen Bau bunter Laubblätter nebst einigen Bemerkungen betreffend die physiologische Bedeutung der Buntfärbung derselben (Botan. Zentralbl. 1886, Bd. XXVIII, pag. 84.)

zu Unterschieden in ihrer Ernährung und überhaupt ihrem Chemismus zu führen geeignet scheint. Bekannt sind die an Laub- und Blütenblättern sehr zahlreicher Pflanzen leicht erkennbaren Beziehungen zwischen dem Verlauf der Leitbündel und der Verteilung des Anthocyans. Wenn das Grundgewebe eines Blattes in der Nähe der Leitbündel sich rötet, im übrigen aber farblos bleibt — oder wenn umgekehrt die den Bündeln folgenden Teile im Gegensatz zu den anderen anthocyanfrei bleiben, so werden wir geneigt sein dürfen, die in den Leitbündeln strömenden Nährmaterialien oder die durch sie bewirkte Versorgung mit Wasser oder vielleicht auch das Wirken irgendwelcher von den lebenden Anteilen der Leitbündel produzierten Stoffe, deren Einfluß auf Gestaltungsvorgänge Haberlandt[1]) unlängst studiert hat, für die differente Färbung der Gewebe und das Zustandekommen einer den Leitbündeln folgenden, positiven oder negativen Zeichnung verantwortlich zu machen. — Ähnlich liegen die Verhältnisse z. B. dann, wenn die Randpartien eines Blattes sich in der Färbung von den Binnenteilen der nämlichen Spreiten unterscheiden, wenn ferner Zellen, die den Atemhöhlen angrenzen, sich hinsichtlich des Anthocyangehaltes anders verhalten als die anderen Teile des Grundgewebes, wenn die Spitzen der Blattzähne und die Einkerbungen zwischen solchen sich abweichend verhalten usw.

In allen bisher besprochenen Fällen ist entweder das unterschiedliche Verhalten der Gewebe eines Organs als einer der vielen physiologischen Unterschiede zu verstehen, die wir bei Zellenlagen ungleichen morphologischen Charakters voraussetzen dürfen — oder wird die Annahme zulässig sein, daß lokal wirkende Reize ernährungsphysiologischer Art auch in den aus gleichartigen und gleich veranlagten Zellen sich aufbauenden Gewebeschichten lokalisierend auf die Anthocyanentwicklung wirken und Unterschiede in der Farbigkeit der Zellen hervorrufen können.

Wir werden später noch — allerdings nur beiläufig — auf Beispiele der hier erörterten Art lokaler Anthocyanbildung zurückkommen. Eingehender wollen wir einige andere, entwicklungsmechanisch von jenen durchaus abweichende Kategorien der „Zeichnung" behandeln. Wir werden uns hierbei im wesentlichen auf die Erörterung einer Spezies, Coleus hybridus hort., beschränken. Die aus den Gärten wohlbekannten, in ihrer Farbigkeit außerordentlich sinnfällig

1) Haberlandt, Zur Physiologie der Zellteilung (Sitzungsber. Akad. Wiss. Berlin 1913, pag. 318).

sich unterscheidenden Spielarten der genannten Spezies bieten dadurch besonderes Interesse, daß die Verteilung und Gruppierung anthocyanhaltiger Zellen bei ihnen nach entwicklungsmechanisch verschiedenen Prinzipien erfolgt. —

Die Untersuchungen, über die ich im folgenden zu berichten habe, wurden im Jahre 1906 im botanischen Institut zu Halle a. S. begonnen, später nach längerer Unterbrechung im Bonner botanischen Institut fortgesetzt.

Das Manuskript der vorliegenden Arbeit wurde im Herbst 1915 abgeschlossen [1]), einige Literaturnachweise später zugefügt.

I. Sektoriale und marmorierte Buntblättrigkeit.

Wir beginnen mit demjenigen Modus der Farbenverteilung, der hinsichtlich der Mannigfaltigkeit der erzielbaren Kombinationen als besonders produktiv bezeichnet werden muß.

Beschreibung.

Die Mannigfaltigkeit des Materials, das von den Samenhandlungen als Coleus hybridus bezeichnet und abgegeben wird, leuchtet schon bei der Durchsicht junger Aussaaten ohne weiteres ein: die Pflänzchen unterscheiden sich bereits durch die Färbung der Kotyledonen, indem bald beide Epidermen, bald nur die untere rot ausfallen oder irgendwie geartete Sprenkelung aufweisen.

Ähnliche Unterschiede weisen die ersten Laubblätter auf: die Spreiten derjenigen Exemplare, die überhaupt zur Bildung von Anthocyan sich bereits befähigt zeigen, sind gefeldert — derart, daß mehr oder minder breite rote Sektoren oder ähnlich gestaltete Areale auf grünem Grunde sichtbar werden.

Welche Formen die soeben als Sektoren bezeichneten roten Spreitenareale haben, lehrt Fig. 1. Aus ihr ist ersichtlich, daß die Sektoren kleiner oder größer als eine Spreitenhälfte sein können; sehr oft fällt die Grenze der verschiedenfarbigen Felder mit der Mittelrippe zusammen. Bei Sektoren, die kleiner sind als eine halbe Spreite, liegt die Spitze der roten Felder entweder an der Spreitenbasis oder an irgendeinem höheren Punkt der Mittelrippe.

Fig. 1 gibt durchaus nicht alle beobachteten Sektorformen wieder, sondern nur einen kleinen Teil in schematischer Darstellung; einige Teilfiguren zeigen Blätter mit zwei Sektoren. Über die Einzelheiten

1) Vorläufige Mitteilung in den Ber. d. D. bot. Ges. 1915, Bd. XXXIII.

im Verlauf der Sektorgrenzen und namentlich über ihre Beziehungen zu den Haupt- und Seitennerven geben einige der folgenden Figuren (z. B. Fig. 3, 4, 7) Aufschluß.

Die Färbung der roten Sektoren ist entweder gleichmäßig rot oder wird kompliziert dadurch, daß in die rote Fläche helle Bezirke gleichsam inselartig eingesprengt sind. Weiterhin sehen wir, daß die roten Anteile nicht überall keilförmige Stücke bilden, sondern irgendwelche andere, unregelmäßige Formen annehmen, die oft auffallend gradlinig begrenzt sind und an die von den Breccien her bekannte Felderung erinnern können (vgl. Fig. 7, 10, 11, 12). Blätter, deren rote Areale in Stücke der erwähnten Art sich gleichsam zertrümmert zeigen, wollen wir im folgenden als marmoriert bezeichnen. Ihre noch ansehnlich

Fig. 1. Sektorenteilung bunter Blätter; die roten Spreitenanteile sind schwarz eingetragen.

großen roten Felder werden durch Übergangsformen jeder Größenordnung mit denjenigen Zeichnungsarten verbunden, die wir gesprenkelt oder pulverulent gezeichnet benennen wollen.

Diese komplizierten Zeichnungsweisen sind an den ersten beiden Laubblättern jugendlicher Coleus-Pflanzen entweder gar nicht zu finden — oder die farbige Aufteilung der Spreitenflächen bleibt bei ihnen verhältnismäßig einfach. Auf den Blättern der später sich entwickelnden Internodien geht in vielen Fällen die Parzellierung der roten oder der anthocyanfreien Anteile immer weiter, so daß schließlich auf Spreiten von etwa 10 bis 12 cm Länge mehrere hunderte Parzellen gezählt werden können.

Da wir zunächst uns mit der Zeichnung junger Pflanzen zu beschäftigen haben werden, bei der die Sektorenteilung eine besondere Rolle spielt, versparen wir uns eine genauere Beschreibung der marmorierten und der gesprenkelten Blätter auf später und kehren zur Schilderung der Anthocyansektoren zurück.

Vergleicht man die Blätter benachbarter Internodien des nämlichen Sprosses oder der durch Verzweigung entstandenen Sproßsysteme miteinander, so stellt sich heraus, daß nicht selten benachbarte Blätter Übereinstimmungen hinsichtlich der Form und der Verteilung der roten Spreitenareale erkennen lassen.

Bei der Durchsicht einiger hundert junger Pflanzen findet man wohl immer einige, welche diese gesetzmäßigen Beziehungen aufweisen und gleichzeitig über die verschiedene Art dieser Beziehungen Aufschluß geben.

Fig. 2. Gesetzmäßige, in der Färbung sich bekundende Beziehungen der Blätter zueinander; bei *c* sind die Blätter eines Achselsprosses und das Deckblatt zur Anschauung gebracht; nähere Erklärung im Text. Die roten Spreitenanteile sind schwarz eingetragen.

a) Blätter, die benachbarten Knoten angehören, zeigen insofern Beziehungen zueinander, als die im Diagramm benachbarten Abschnitte der Spreiten übereinstimmende Färbung aufweisen (Fig. 2*a*).

b) Blätter, die in den Orthostichen einander benachbart sind, d. h. übereinander stehen, stimmen zuweilen in der Verteilung verschieden gefärbter Areale auffällig miteinander überein (Fig. 2*b*).

c) Die Farbfelderung einer Spreite wiederholt sich orthostichenweise bei den Blättern des zugehörigen Achselsprosses (Fig. 2*c*).

Daß man bei der weitaus überwiegenden Mehrzahl der Coleus-Pflanzen keine der drei Beziehungen nachweisen kann, geht aus dem Gesagten bereits hervor. Das Fehlen der Beziehungen wird uns aber nicht dazu verführen dürfen, ihr Vorhandensein an der uns interessierenden Minorität für „Zufall“ zu halten.

Ich lasse zunächst die Beschreibung und die photographischen Porträts einiger Coleus-Pflanzen folgen.

Nr. 1.

Exemplar mit panaschierten Blättern[1]), die oberseits — auf den peripheren grünen und den inneren blassen Anteilen — im allgemeinen mit gleichmäßiger Verteilung der Flecke rot gesprenkelt sind; unterseits sind die Blätter gleichmäßig rot gefärbt oder mit spärlicher grüner Sprenkelung gezeichnet.

Ein Blatt des I. Laubblattpaares fällt auf durch die Entwicklung eines gleichmäßig rot gefärbten Sektors seiner rechten Spreitenhälfte. Der Sektor wird links durch die Mittelrippe begrenzt; rechts folgen seine Grenzen in dem äußeren Teil einem Seitennerven, den sie aber im inneren Teil überschneiden (Fig. 3). — Die Unterseite desselben Blattes zeigt keine Sektorenzeichnung.

Fig. 3. Sektorteilung eines Primärblattes (Exemplar Nr. 1); das rote Feld ist durch Punktierung kenntlich gemacht. Auf die Panaschierung ist bei dieser und der nachfolgenden Figur keine Rücksicht genommen. Nat. Gr. 2 cm.

Die Blätter des II. Paares zeigen nichts Auffälliges.

Im III. Paar ist die über dem sektorenweise geteilten Blatte des I. Paares stehende Spreite mit einem zentralen Sektor (rot auf gesprenkeltem Grund) ausgestattet: diesmal geht der Sektor beiderseits über die Mittelrippe hinaus. Er ist vor allem auf der Blattoberseite erkennbar (Fig. 4), kommt aber auch unterseits zur Entwicklung, indem hier ein entsprechendes keilförmiges Feld nahezu gleichmäßig rot erscheint, während der übrige Teil der Spreite roten Grund mit grüner Sprenkelung aufweist.

Über dem II. Blattpaar wurde die Pflanze geköpft, die Achselknospen des III. Paares wurden zur Produktion von Achseltrieben angeregt. Diese beiden sind hinsichtlich der Zeichnung der Spreiten grundverschieden: der aus der Achsel des Sektorblattes hervorgegangene Sproß trägt (zu der dieser Beschreibung zugrunde liegenden Entwicklungsphase) zwei Paar oberseits und unterseits gleichmäßig roter Blätter (auf einem von ihnen sind zwei ganz kleine grüne Einsprengsel sichtbar); — der andere Sproß trägt Blätter, deren Pigment-

1) Als panaschiert bezeichne ich diejenigen Blätter der Coleus-Pflanzen, an deren Basis oder längs deren Mittelrippe sich ein blasses Spreitenfeld entwickelt (vgl. Pathol. Pflanzenanatomie, 2. Aufl., 1916, pag. 23), das bis zur Spitze des Blattes sich vorwärtsschieben kann oder schon vorher endet, und das die Breite des Blattes bis auf einen schmalen grünbleibenden Rand in Anspruch nimmt oder sich dauernd auf ein schmales, die Mittelrippe begleitendes Areal beschränkt. Die einfachste Form der blassen Felder ist die eines gleichschenkeligen Dreiecks; Varianten kommen dadurch zustande, daß die Verfärbung den sekundären und tertiären Blattnerven weithin folgt und schließlich den grünen Randteil der Spreite mit einem weißen Netzwerk fächert. Auf Einzelheiten einzugehen, erübrigt sich in diesem Zusammenhang. Selbst Blätter eines Sprosses zeigen allerhand Unterschiede. Besonderes Interesse verdienen diejenigen Exemplare, auf deren Spreiten in unmittelbarer Nachbarschaft der Mittelrippen eine ansehnlich breite grüne Zone erhalten bleibt, so daß ein pfeilspitzenförmiges blasses Areal zwischen grünen Flächen ein-

verteilung der oben gegebenen Beschreibung entspricht, und deren Oberseite vorwiegend grün erscheint (Fig. 5). —

Fig. 4. Sektorteilung eines Blattes vom III. Laubblattknoten derselben Pflanze (Exemplar Nr. 1). Die roten Areale sind punktiert. *a* Ober-, *b* Unterseite desselben Blattes. Die roten Sektoren der beiden Seiten sind einander ähnlich, nicht gleich. Auf den roten Arealen farblose Einsprengsel, auf den anthocyanfreien Flächen rote Einsprengsel, deren Lage und Form auf Ober- und Unterseite des Blattes verschieden sind. Nat. Gr. 8½ cm.

Fig. 5. Aufnahme vom Exemplar Nr. 1. Erklärung im Text.

geschlossen erscheint. Weiterhin können gleichsam isolierte Herde der Verfärbung an den Einkerbungen der Blattserratur entstehen, so daß zwischen je zwei Blattzähnen ein vom Kreisbogen unscharf umgrenztes Feld inmitten der grünen Randzone des Blattes sichtbar wird (Fig. 6).

Das geschilderte Exemplar blieb nach der photographischen Aufnahme noch 5 Monate lang in Beobachtung; das gabelförmig verzweigte Gewächs behielt an beiden Hälften seinen Charakter bei: die eine Hälfte entwickelte lauter gesprenkelte Blätter, zwischen deren „Spritzern“ gelegentlich auch größere rote Areale (Typus der marmorierten Blätter) erschienen; ihre Unterseiten waren erheblich reicher an Anthocyan als die Oberseiten; — die andere Gabelhälfte produzierte lauter gleichmäßig rot gefärbte Spreiten, von welchen nur einige hier und da kleine anthocyanfreie Spritzer aufzuweisen hatten.

Fig. 6. Panaschierung: die blassen Zonen folgen dem stärkeren Blattnerven; außerdem erscheint zwischen zwei Blattzähnen je ein rundes blasses Feld. Die grünen Spreitenteile sind dunkel eingetragen. Nat. Gr. 11¼ cm.

Nr. 2.

Panaschiertes Exemplar mit roter Fleckung der Spreiten.

Im I. Laubblattpaar fällt eines der beiden Blätter dadurch auf, daß es auf seiner rechten Hälfte einen breiten roten Sektor entwickelt hat, der fast die halbe Spreite in Anspruch nimmt.

Die Pflanze wird über dem I. Laubblattpaar enthauptet.

Aus der Achsel des mit rotem Sektor gezeichneten Blattes entwickelt sich ein Sproß, dessen erster Knoten ein beiderseits lückenlos rot gefärbtes und ein grünes, beiderseits spärlich rot gesprenkeltes Blatt trägt.

Der Seitensproß wird über seinem ersten Knoten geköpft: aus der Achsel des roten Blattes entwickelt sich ein Trieb mit durchweg roten Blättern, aus der Achsel des anderen ein Trieb mit gefleckten Blättern (Fig. 7).

Nr. 3.

Exemplar mit panaschierten Blättern, die oberseits auf den grünen und blassen Anteilen große scharf umrissene rote Bezirke, daneben auch feine Sprenkelung, unterseits vorwiegend die letztere aufweisen.

Das I. Laubblattpaar war bei Beginn der Beobachtung bereits verloren.

Das II. Laubblattpaar war grob rot-marmoriert; eine Hälfte eines der beiden Blätter zeigt sich oberseits arm an Anthocyanflecken, unterseits rein grün.

III. Blattpaar: marmoriert und gesprenkelt; eine Spreitenhälfte — und zwar die der anthocyanarmen des II. Paares zugewandte — ist ebenso wie diese oberseits ganz spärlich marmoriert, unterseits rein grün.

IV. Blattpaar: die über der anthocyanarmen Spreitenhälfte des II. Paares stehende Hälfte ist rein grün, die anderen Teile des Blattpaares rot gezeichnet.

Fig. 7. Aufnahme von Exemplar Nr. 2; Erklärung im Text.

Fig. 8. Aufnahme von Exemplar Nr. 3; Erklärung im Text.

Die Pflanze wird über dem III. Paar geköpft und nach 17 Tagen photographiert (Fig. 8).

Die Sprosse, die aus den Achseln rot marmorierter Blätter sprießen, gleichen diesen hinsichtlich der Anthocyanverteilung; aus den Achseln der halbgeteilten Blätter entwickeln sich Sprosse mit grünen (rein grünen oder mit ein oder zwei kleinen Rotspritzern gezeichneten) und bunten Blättern. Die Verteilung der grünen und bunten Blätter am Achselsproß entspricht der Farbenverteilung auf den Spreiten der Tragblätter. Das Diagramm Fig. 9 gibt hierüber Aufschluß und zeigt gleichzeitig, daß sich die beiden Achselsprosse der halbgeteilten Blätter dadurch unterscheiden, daß das II. Blattpaar der einen rein grün, das der anderen durchaus bunt ist.

* * *

Zwischen sektorial geteilten, marmorierten und pulverulent gezeichneten oder gesprenkelten Coleus-Blättern bestehen — was Form und Größe der einzelnen Parzellen betrifft — alle nur erdenklichen Übergänge.

Fig. 10 zeigt ein marmoriertes Blatt, bei welchem einige der roten Areale noch ähnliche Keilform haben wie bei sektorial geteilten Spreiten.

Fig. 9. Diagrammatische Darstellung von Exemplar Nr. 3: das II. und III. Blattpaar sind nebst den vier zugehörigen Achselsprossen zur Darstellung gebracht. Von diesen sind je vier Blätter in der Zeichnung berücksichtigt. Die anthocyanarmen Spreitenteile sind hell, die anthocyanreichen dunkel eingetragen.

Fig. 10. Marmorierung. Die roten Areale sind schwarz, die zu ihnen gehörenden stärkeren Nerven als ausgesparte weiße Säume in der Figur kenntlich gemacht. Nat. Gr. 15½ cm.

Fig. 11 zeigt eine Spreite, bei der sich Marmorierung mit pulverulenter Zeichnung kombiniert.

Von den Beziehungen der Marmorierungsareale zu den Interkostalfeldern der Spreiten gilt dasselbe wie für die Sektorzonen und den Verlauf ihrer Grenzen: die roten Felder folgen mit ihren Grenzen oft den stärkeren Bündeln; ebenso oft zeigen sie sich aber von diesen völlig unabhängig und überschneiden sie mit spitzem Winkel. Bei den ge-

sprenkelten Blättern sind die einzelnen Parzellen oft gradlinig oder nahezu gradlinig begrenzte polygonale Felder; ihre Grenzen folgen zum Teil den feinsten Verzweigungen der Netznervatur, so daß jedes Farbareal einem Interkostalfeld entspricht — zum Teil sind sie von dem Verlauf der Leitbündel unabhängig, so daß wir sehr oft mitten durch ein Interkostalfeld die Grenzlinie rot-anthocyanfrei ihren Verlauf nehmen sehen.

Die Verteilung der roten Areale über die rechte und linke Spreitenhälfte zeigt keinerlei Andeutung von Symmetrie. Die Zeichnung der Ober- u. Unterseite entspricht sich hinsichtlich der sektorialen Teilung oft in sehr sinnfälliger Weise; hinsichtlich der Marmorierung und Sprenkelung habe ich nur ausnahmsweise — und vielleicht nur eine zufällige? — Übereinstimmung wahrgenommen.

Fig. 11. Kombination der marmorierten und pulverulenten Zeichnung.

Die Verteilung der roten Anteile über die Spreitenflächen läßt im allgemeinen keine Gesetzmäßigkeiten erkennen. Eine Ausnahme macht die Spielart, von welcher in Fig. 12 ein Blatt dargestellt ist: an seiner Spitze finden sich viele kleine Anthocyanareale gleichsam zusammengedrängt, während an den unteren Teilen der Spreite nur vereinzelte größere Anthocyanfelder eine bescheidene Marmorierung bewirken. Nicht alle Blätter der in Rede stehenden Exemplare zeigen

übrigens diesen Unterschied zwischen apikalen und basalen Spreitenteilen, aber doch hinreichend zahlreiche, so daß die erwähnten Besonderheiten der Zeichnung nicht für Zufall gehalten werden dürfen, sondern zu den in der Organisation der Spielart begründeten Eigentümlichkeiten gerechnet werden müssen. —

* * *

Bei Behandlung der sektorial geteilten Blätter haben wir von einer Untersuchung der Blattquerschnitte Abstand nehmen dürfen. Die marmorierten Blätter vieler Spielarten lassen bereits bei makroskopischer Untersuchung erkennen, daß neben der Marmorierung der beiden Epidermen und unabhängig von ihr noch eine Grundgewebemarmorierung sich entwickeln und auf die Farbentöne des Blattes Einfluß gewinnen kann. Die ober- und unterseitige Epidermis, die oberste Schicht des Mesophylls und seine schwammparenchymatischen Anteile können unabhängig voneinander ihre roten bzw. anthocyanfreien Areale entwickeln, so daß je nach der Überlagerung farbiger Zellenlagen durch farblose oder gefärbte bei manchen Varietäten eine große Fülle von Nuancen sichtbar werden kann, die freilich das Auge bei Untersuchung des intakten Blattes nicht in so großer Zahl zu unterscheiden vermag, wie man sie nach den Ergebnissen der Kombinationsrechnung erwarten muß. — Nach einem sehr nuancenreichen Blatt ist Fig. 12 gezeichnet worden.

Fig. 12. Unterschied der Zeichnung an apikalen und basalen Spreitenteilen. In der Figur, welche nur den Spitzenteil der Spreite darstellt (der basale entbehrt fast ganz der Zeichnung), sind nur einige der zahlreichen Nuancen, welche die Zeichung der Blätter hier besonders reichhaltig machen, angedeutet.

Im allgemeinen unterscheiden sich anthocyanhaltige Anteile von benachbarten anthocyanfreien der nämlichen Gewebe nur durch die Farbe

ihres Zellsaftes. Ob die Größenunterschiede, die ich zuweilen zwischen roten und anthocyanfreien Zellen des Palisadengewebes wahrgenommen habe, ursächlich auf dieselben Unterschiede im Chemismus der Zellen wie ihre differente Färbung zurückzuführen sind, mag dahingestellt bleiben. Bei manchen Unterschieden macht sich ein formaler Unterschied zwischen anthocyanfreien und roten Zellen der oberseitigen Epidermis schon makroskopisch geltend: die roten Zellen sind papillös, die anderen haben eine flache oder leicht gewölbte Außenwand; die mit roter Epidermis ausgestatteten Spreitenteile erscheinen daher matt, die von farbloser Haut überspannten glänzend. —

Einige Worte sind noch über die Verteilung des roten Farbstoffes im Gewebe der Achsen hinzuzufügen.

Alle Gewebe der Achse — die Epidermis, das Kollenchym, die dünnwandige Grundgewebsrinde, das primäre und sekundäre Phloëm, das Xylem und das Mark — können Anthocyan enthalten. Die anthocyanhaltigen Zellen zeigen sich im allgemeinen zu charakteristisch geformten Gruppen vereinigt.

Rote Sektoren, welche durch alle Gewebeschichten bis ins Innere des Markes vorschreiten, sind verhältnismäßig selten. Viel häufiger ist der Fall, daß bald in diesem, bald in jenem Gewebeanteil der Achse sich rote Zellengruppen finden. Der Sektorencharakter der Anthocyanzellgruppen bleibt auch dann, wenn z. B. das Mark allein rote Zellen enthält, deutlich erkennbar. Die Spitze des Sektors reicht in diesem oft bis zum Zentrum, in anderen Fällen liegt sie bereits in der Mitte des Markradius. Die Breite der Sektoren ist verschieden, ihre Gestalt weicht von der gleichschenkliger Dreiecke meist stark ab. Der innere Teil der Sektoren erscheint auf dem Achsenquerschnitt oft als schmales rotes Band, das nur eine Zelle breit und 2—15 Zellen lang ist.

Die radialen Grenzen der Marksektoren fallen nicht selten mit den radialen Grenzen der primären Xylemanteile zusammen; in anderen Fällen besitzen diese eine rote und eine anthocyanfreie Hälfte.

Alle diese Verhältnisse sind aus den Abbildungen ohne weiteres ersichtlich. Diese zeigen weiterhin, daß die Zahl der auf einem Achsenquerschnitt sichtbaren Anthocyansektoren verschieden sein kann, und daß die longitudinale Ausdehnung der roten Gewebsanteile an dem nämlichen Internodium innerhalb weiter Grenzen schwankt. Fig. 13*b* und *c* zeigt ferner, daß benachbarte Sektoren zu unregelmäßigen Zellengruppen sich miteinander vereinigen, und daß Sektoren, die weit genug ins Mark reichen, mit ihren Spitzen gleichsam verschmelzen können. Schließlich

können durch Entwicklung zahlreicher Sektoren und durch ihre Vereinigung allerhand unregelmäßige „Zeichnungen" des Achsengewebes zustande kommen.

a

b

c

d

Fig. 13. Sektorenteilung des Markes. *a* Vier Anthocyansektoren ungleicher Größe und Form. — *b* Sektorenähnliche rote Gewebegruppen, die zum Teil seitlich miteinander vereinigt sind. — *c* Zwei rote Sektoren fusionieren in der Mitte der Achse; neben ihnen sind eingesprengte rote Zellgruppen inmitten des farblosen Markgewebes erkennbar. — *d* Unregelmäßige strahlige Verteilung der roten Gewebeanteile. — Die anthocyanführenden Gewebemassen sind durch Punktierung kenntlich gemacht; die gestrichelte Umfassungslinie deutet das Cambium an.

Ebenso wie an den Spreiten der bunten Pflanzen sehen wir auch bei Untersuchung des Markes zwischen ansehnlich großen Anthocyansektoren und kleinen roten Zellengruppen alle möglichen Übergänge vermitteln. Die roten Gewebsinseln, die z. B. in Fig. 16 erkennbar sind, stellen „Sprenkelungen" des Markes dar, die den analogen

Fig. 14. Unregelmäßige, d. h. nicht mehr strahlige Verteilung der Anthocyanzellen im Mark; die Photographie läßt erkennen, daß die Nuancen der farbigen Zellen verschieden sind; ein besonders dunkel gefärbter Sektor links bei *s*.

feinparzellierten Zeichnungen der Spreite entsprechen. Sprenkelungen beobachten wir im Mark ebenso wie in der Rinde (Fig. 16).

Die Färbung der anthocyanhaltigen Markzellen, welche auf einer Querschnittsebene gefunden werden, ist nicht immer die gleiche: dunkle Sektoren liegen oft neben hellroten, und in noch anderen Fällen sehen wir sogar die einzelnen Sektoren oder anders gestaltete zusammenhängende Gruppen anthocyanhaltiger Zellen sich aus verschieden kräftig

gefärbten Anteilen aufbauen. In manchen Fällen sah ich die Lagerung heller und dunkler Anthocyanzellen insofern sich gesetzmäßig gestalten, als bei ihnen die aus dunklen Zellen sich zusammensetzenden Sektoren allseits von helleren Zellen gleichsam umscheidet und gegen die farblosen Markanteile abgegrenzt werden; in anderen Fällen vermochte ich in der Mischung hell- und dunkelroter Markzellen keinerlei Regel zu erkennen (vgl. Fig. 14).

Fig. 15. Anthocyanverteilung in der Achse (3 × nat. Gr.). Die längsverlaufenden Streifen stellen anthocyanhaltige Anteile der Epidermis dar; die rechts sichtbaren rundlichen Flecke sind die von farblosen Zellenlagen überdeckten anthocyanhaltigen Gruppen der Grundgewebsrinde (vgl. Fig. 16).

a

b

Fig. 16. Verteilung der Anthocyanzellen in der Grundgewebsrinde. *a* größere unregelmäßig gestaltete Zellgruppen; die punktierte Linie deutet das Cambium an. — *b* Einzelne Anthocyanzellen oder kleinste Gruppen von solchen.

Wir kehren hiernach zur Behandlung der Blattspreiten zurück.

Die bisher geschilderten Differenzierungen bestanden in der Ausbildung verschiedener Gewebeformen in zwei Modifikationen — einer farblosen und einer gefärbten. Die genauere Betrachtung verschiedener Coleus-Varietäten wird zeigen, daß bei vielen von ihnen die Mannigfaltigkeit erheblich weiter geht. —

Die Epidermis, die ein marmoriert buntes Blatt von Coleus hybridus überzieht, besteht im einfachsten Fall aus Zellen zweierlei Art: gleichartig gefärbten anthocyanhaltigen und anthocyanfreien.

Abweichungen hiervon sind auf der Blattunterseite vieler Coleus-Pflanzen zu finden. Diese erscheint bei manchen Spielarten durchweg rot — alle Epidermiszellen enthalten also Anthocyan, mit Ausnahme der Schließzellen, von welchen schon oben die Rede war. Die Tiefe des Farbentons ist aber verschieden: wir finden dunkelrote Areale auf heller gefärbtem Grunde. Sie sind scharf umgrenzt und zeigen dieselben Form- und Größenverhältnisse (Fig. 17) wie die bisher neben anthocyanfreiem Epidermisgewebe gefundenen roten Anteile.

Auf der Blattoberseite habe ich bisher niemals entsprechende Färbungsmodifikationen der Epidermis gefunden; ebensowenig treten sie nach meinen bisherigen Erfahrungen im Mesophyll auf, die mattroten auf der Blattoberseite sichtbaren Felder; die z. B. Fig. 18 zur Darstellung bringt, kommen durch tiefrote Färbung bestimmter Grundgewebeanteile zustande. —

Fig. 17. Felderung der unterseitigen Blattepidermis mit anthocyanfreien, hell- und dunkelrot gefärbten Feldern. Die dunkelroten Anteile sind schwarz ausgefüllt (die Rippen als weiße Streifen ausgespart). Die anthocyanfreien Felder sind matt eingetragen (1). Alle übrigen Teile der Blattfläche (3) weisen hellrote Epidermis auf. Nat. Gr. 11 cm.

Dieselbe Form und dieselbe Verteilung über die Spreitenfläche wie die von bisher behandelten gleichmäßig rot gefärbten oder gleichmäßig anthocyanfreien Felder haben bei weiteren Varietäten gewisse bunte Felder. Als solche dürfen wir diejenigen auffassen, die gesprenkelt erscheinen, und diejenigen, welche nicht gleichmäßig rot gefärbt erscheinen, sondern nur an den Leitbündeln Anthocyan aufweisen.

Von der Rotsprenkelung, bei welcher eine sehr große Anzahl kleiner und kleinster anthocyanführender Parzellen über die Spreite verteilt erscheinen, war schon oben die Rede. Hier wäre nachzutragen, daß bei manchen Varietäten die Sprenkelung nicht gleichmäßig die ganze Spreite oder wenigstens diejenigen Teile überzieht, die nicht von größeren, gleichmäßig rot gefärbten Arealen in Anspruch genommen werden, sondern nur Felder von beschränkter Ausdehnung Sprenkelung aufweisen. Diese Sprenkelungsfelder haben dieselben formalen Eigenschaften wie die bisher besprochenen gleichmäßig gefärbten und gleichen diesen auch in der Art ihrer Umgrenzung, so daß eine eingehende Beschreibung dieser Verhältnisse sich hier erübrigt; man vergleiche hierzu Fig. 18. Der Sprenkeleffekt kommt dadurch zustande, daß kleine Gruppen von Epidermiszellen Anthocyan enthalten.

Fig. 18. Sprenkelungsfelder auf der Oberseite eines Coleus-Blattes. Die dunkelroten Teile der Spreitenfläche sind in der Zeichnung schwarz gefüllt, die gesprenkelten punktiert; die schattierten Teile deuten die durchleuchtenden dunkelroten Areale des Grundgewebes an. Nat. Gr. 15½ cm.

Fig. 19. Rotaderungsfelder auf der Oberseite eines Coleus-Blattes. Oben rechts ein gleichmäßig rot gefärbtes Areal. Nat. Gr. 14 cm.

Sprenkelungsfelder treten sowohl auf der Blattober- wie der Unterseite auf; sie unterscheiden sich bei verschiedenen Varietäten, ja sogar

bei Blättern des nämlichen Individuums durch die durchschnittliche Größe der einzelnen Parzellen.

Im Grundgewebe der Coleus-Blätter habe ich bisher entsprechende Sprenkelungsfelder nicht mit Sicherheit nachweisen können.

Ferner: die Rotfärbung, die manche Areale auszeichnet, kann sich auf die Nachbarschaft der Leitbündel beschränken.

Fig. 19 erläutert das Gesagte: die Rotaderung beschränkt sich in dem dargestellten und in ähnlichen Fällen auf scharf abgegrenzte Areale, deren Form und deren Verteilung wiederum den der früher besprochenen gleichmäßig rot gefärbten Areale entsprechen. Auf dem in Fig. 19 gezeigten Blatt findet sich neben mehreren rotgeaderten Feldern ein gleichmäßig rot gefärbtes; auf anderen Blättern ist der Wechsel zwischen geaderten und gleichmäßig gefärbten Anteilen noch sehr viel reichhaltiger.

Geaderte Felder der beschriebenen Art habe ich bisher nur blattoberseits gefunden. Der Querschnitt lehrt, daß an den rot geaderten Stellen das die Leitbündel umgebende Grundgewebe Anthocyan enthält.

Fig. 20 stellt einen Teil des in Fig. 19 abgebildeten Blattes bei stärkerer Vergrößerung dar, namentlich um die Beziehungen zwischen dem Verlauf der stärkeren Leitungsbahnen und den Grenzen der Rotaderungsfelder deutlich zu machen: das geaderte Feld der linken Spreitenhälfte wird in seinem unteren Teil von einem Seitennerven I. Ordnung begrenzt, den es in seinem oberen Abschnitt deutlich überschneidet; das andere geaderte Feld (rechte Spreitenhälfte) hat dieselbe Keilform, die wir bei gleichmäßig rot gefärbten Arealen marmorierter Blätter oft finden, und folgt in seinem unteren Teile einem Blattnerven.

Fig. 20. Rotaderung, Detail aus Fig. 19 bei stärkerer Vergrößerung; vgl. den Text.

Theoretisches.

Form und Verteilung der an den Blattspreiten der Coleus-Pflanzen wahrgenommenen, durch Farbe und Zeichnung gekennzeichneten Felder

gleichen durchaus den formalen Charakteren der an vielen panaschierten Pflanzen auftretenden Felderung, d. h. der Felderung derjenigen „weißbunten“ oder „gelbbunten“ Gewächse, bei welchen die normalgrünen und die blassen Felder mit scharfen Grenzlinien sich voneinander absetzen[1]). In beiden Fällen begegnet uns sektoriale Teilung der Sprosse und Laubblätter und finden wir marmorierte Zeichnung vor, bei welcher meist scharfkantig umrissene Areale mosaiksteinartig die Spreitenfläche parzellieren; den pulverulenten Panaschierungen schließlich entsprechen die Rotsprenkelungen unserer Coleus-Spielarten.

Die Übereinstimmung zwischen der Felderung panaschierter Pflanzen und der an bunten Coleus-Blättern wahrgenommenen geht noch weiter. Die Beziehungen zwischen dem Verlauf der Grenzen, die farbig verschiedene Areale trennen, und dem der Leitbündel sind in beiden Fällen dieselben. In beiden Erscheinungsgruppen sehen wir gesetzmäßige Beziehungen zwischen dem Alter einer Pflanze bzw. der Stellung der Blätter am Jahrestrieb und der Art ihrer Zeichnung, d. h. der Größe der einzelnen Areale sich geltend machen[2]). Die in Fig. 2 dargestellten Beziehungen, die in der Zeichnung benachbarter Blätter sich ausdrücken, sind auch von panaschierten Pflanzen her bekannt. Andererseits liefern diese letzteren auch Beispiele dafür, daß benachbarte Blätter eines Sprosses so sinnfällig sich hinsichtlich der Verteilung und Größe ihrer Spreitenareale unterscheiden, wie die Spreiten marmorierter und gesprenkelter älterer Coleus-Pflanzen (z. B. die variegierte Form von Ficus australis u. a.).

Die morphologischen Übereinstimmungen zwischen der Zeichnung unserer bunten Coleus-Planzen und vieler panaschierter Gewächse lassen auf Analogien in der Entwicklungsgeschichte schließen. —

Die Tatsache, daß bei panaschierten Pflanzen in den nämlichen Grundgewebsschichten normalgrüne Zellen neben blassen sich finden, hat Baur[3]) zu der Annahme geführt, daß zu verschiedenen Zeiten während des Entwicklungsganges der Pflanzen Zellenteilungen erfolgen können, durch welche verschieden veranlagte Tochterzellen geliefert werden. Jede der ungleichartigen Tochterzellen erzeugt im weiteren Verlauf der Ontogenese eine mehr oder minder zahlreiche Deszendenz — eine kohärente Gruppe von Zellen, die übereinstimmend die Quali-

---

1) Vgl. Küster, Pathol. Pflanzenanat., 2. Aufl., 1916, pag. 10.

2) Vgl. Küster, 1916, a. a. O. pag. 17.

3) Baur, E., Das Wesen und die Erblichkeitsverhältnisse der „varietates albomarginatae hort.“ von Pelargonium zonale (Zeitschr. f. indukt. Abstammungs- und Vererbungslehre 1909, Bd. I, pag. 330).

täten ihrer Mutterzelle, d. h. einer der beiden ungleichartigen Geschwisterzellen aufweisen, die bei jener kritischen „inäqualen“ Teilung entstanden sind.

Zu derselben Annahme führt die Betrachtung unserer Coleus-Pflanzen: auch bei diesen entstehen durch inäquale Zellenteilungen verschiedenartig veranlagte Mutterzellen, von welchen sich verschieden gefärbte oder verschieden gezeichnete Gewebeareale herleiten. Sind benachbarte Organe — vgl. die Schemata von Fig. 2 — eines bunten Individuums durch gleichartige Eigenschaften ausgezeichnet, so läßt sich annehmen, daß sie sich aus den Abkömmlingen eines der beiden ungleichartigen Produkte einer inäqualen Zellenteilung aufbauen.

Tritt diese schon am Vegetationspunkt auf, so kann die Deszendenz, deren Bildung der kritischen Teilung folgt, sehr umfangreiche Anteile des Sprosses ausmachen und zu einer sektorenartigen Gliederung ansehnlich großer Sproßstücke führen.

Rückt der Zeitpunkt der inäqualen Teilung näher an den Augenblick heran, an welchem die durch Zellenteilungen gekennzeichnete Phase der Entwicklung des betreffenden Organes ihr Ende findet, so können nur kleinere aus übereinstimmend veranlagten Zellen aufgebaute Komplexe entstehen.

Diejenigen Fälle also, in welchen sehr kleine Gruppen gleichartiger Zellen oder sogar nur isolierte rote oder farblose Zellen inmitten einer abweichend sich entwickelnden Nachbarschaft gefunden werden, unterscheiden sich nach dieser Annahme keineswegs prinzipiell von denjenigen, in welchen sich bunte Sektoren durch eine oder durch mehrere Internodien verfolgen lassen.

Baur nimmt an, daß bei der für die panaschierten Pflanzen von ihm geforderten inäqualen Zellenteilung es sich um eine Aufspaltung des Chromatophorengehaltes der Zellen handele: aus Mutterzellen, welche zweierlei Arten Chromatophoren — normal grüne bzw. ergrünungsfähige und blasse, dauernd blaß bleibende — enthalten, gehen nach seiner Annahme Tochterzellen hervor, welche nur je eine Sorte von Chromatophoren in sich bergen. Baur's Mitteilungen lassen aber erkennen, daß sich der Autor die Schwierigkeiten, welche diese Annahme mit sich bringt, keineswegs verhehlt[1]).

Zur Erklärung der für die Coleus-Pflanzen angenommenen inäqualen Teilungen vermag die Theorie der Chromatophorensonderung

1) Vgl. Küster, 1916, a. a. O., pag. 18.

unmittelbar nichts beizutragen. Offenbar liegen die Verhältnisse bei den Coleus-Pflanzen erheblich komplizierter als es Baur — gleichviel ob zutreffend oder unzutreffend — für die panaschierten Pflanzen zu erklären versucht hat.

Folgende Punkte werden bei der Bewertung der für die bunten Coleus-Spielarten von uns angenommenen inäqualen Teilungen und Qualitätentrennung von größter Bedeutung sein.

Erstens, die Deszendenz inäqualer Teilungsprodukte unterscheidet sich bei Coleus — soweit bisher bekannt — in manchen Fällen dadurch, daß lediglich quantitative Differenzen benachbarte Zellenkomplexe unterscheidbar machen. Das trifft vermutlich für diejenigen Fälle zu, in welchen dunkelrotgefärbte Areale scharf umgrenzt neben hellrotgefärbten liegen.

Zweitens: die Blätter der Coleus-Pflanzen, in deren Ontogenese inäquale Zellenteilungen sich abgespielt haben, setzen sich nicht, wie die der panaschierten Pflanzen, aus Arealen zweierlei Art zusammen, vielmehr begegnen uns bei vielen Varietäten mehr als zweierlei Anteile — farblose, hellrote, dunkelrote, ferner solche, welche ansehnlich große, einheitlich gefärbte Areale darstellen, und andere, deren Zellen bis in die letzten Phasen ihrer Entwicklung noch inäquale Teilungen erfahren und daher gesprenkeltes Aussehen haben, — schließlich solche, bei welchen nur die an den Leitbündeln liegenden Gewebeanteile — vielleicht unter dem Einfluß spezifischer, von den lebenden Anteilen der Gefäßbündel gelieferten Stoffe — Anthocyan entwickeln. Bei Entstehung scharf umrissener Sprenkelfelder (vgl. Fig. 18) sind, wie ich annehme, inäquale Teilungen im Spiele, von welchen einerseits sich Zellkomplexe mit großer Neigung zu weiteren inäqualen Teilungen sich ableiten, andererseits solche, welchen diese Neigung abgeht: jene stellen fein gesprenkelte Areale dar, letztere gleichmäßig rot gefärbte oder gleichmäßig anthocyanfreie Felder

Drittens: auf roten Sektoren können anthocyanfreie Areale erscheinen, auf den im allgemeinen anthocyanfreien Pflanzen scharf umrissene dunkelrote Felder sich zeigen — mit anderen Worten: rote Zellen (bzw. solche, die zu späterer Anthocyanbildung befähigt sind) — können nach inäqualer Teilung farblose Deszendenten, farblose Zellen nach ebensolcher Anthocyan führende Nachkommenschaft entstehen lassen. Zu diesem Versuch, das Auftreten roter Sprenkel auf weißem Grunde, sowie das Auftreten anthocyanfreier „Spritzer“ auf rotem Grunde entwicklungsmechanisch verständlich zu machen, entschließe ich mich auf Grund sehr zahlreicher Beobachtungen an bunten Coleus-

pflanzen und entsprechend gezeichneten panaschierten Pflanzen. Ich verhehle mir keineswegs, daß noch andere — ebenfalls mit der Annahme inäqualer Zellteilungen rechnende — Erklärungsmöglichkeiten in Betracht kommen, bin aber der Meinung, daß jene anderen erst durch weitere Hilfshypothesen gestützt werden müßten. Auf ihre Diskussion und auf einen Vergleich der hier geschilderten Coleusformen mit verwandten Panaschierungserscheinungen soll in anderem Zusammenhange eingegangen werden.

* * *

Die Mannigfaltigkeit der am Aufbau des Mosaiks der Spreiten beteiligten Anteile erschwert die Aufgabe, uns von dem Wesen der inäqualen Teilungen und den zwischen den Teilungsprodukten auftretenden Differenzen, welche die für uns deutlich wahrnehmbaren Unterschiede der beiderseitigen Zellendeszendenzmassen veranlassen, eine Vorstellung zu machen. Die Annahme, daß die bei der inäqualen Teilung sich halbierende Mutterzelle Chromatophoren (oder andere Einschlußgebilde) zweierlei Art enthalte, und daß diese bei der kritischen Teilung voneinander geschieden werden, wird schwerlich eine brauchbare Grundlage zur Erklärung der von uns angenommenen inäqualen Teilungen und der durch sie eingeleiteten Differenzierungen abgeben können; ja es muß überhaupt fraglich erscheinen, ob die in Rede stehenden Erscheinungen auf die ungleiche Verteilung der dem Mikroskopiker bekannten oder zugänglichen Bestandteile der Zelle zurückführbar sind[1]).

Die Differenzen, welche nach inäqualen Teilungen am Zellenmaterial unserer Coleus-Pflanzen wahrnehmbar werden, sind verschiedener Art, beziehen sich aber durchweg auf die Anthocyanbildung. Es wäre vorstellbar, daß bei Gewächsen, welche in so hohem Grade zu inäqualen Zellenteilungen befähigt sind wie unsere Coleus-Gartenformen es zu sein scheinen, auch inäquale Teilungen ganz anderer Art erfolgen, d. h.

1) Namentlich im Mark ausgewachsener Coleus-Pflanzen findet man zahlreiche Zellen, die an Lage und Verlauf der Wände ohne weiteres als Geschwisterzellen erkannt werden, und die sich durch ungleiche Intensität ihrer Rotfärbung voneinander unterscheiden — gewöhnlich in der Weise, daß eine kleinere Zelle dunkler gefärbt ist als ihre größere Schwesterzelle. Daß es sich bei diesen Befunden um die gesuchten inäqualen Teilungen handle, d. h. um solche, bei welchen Tochterzellen von ungleichem Reaktionsvermögen entstehen, ist unwahrscheinlich; wohl aber darf angenommen werden, daß bei der unregelmäßigen Färbung der im Mark auftretenden roten Areale (s. oben pag. 15) Teilungen der hier erwähnten Art ihre Rollen spielen.

solche, deren Zellendeszendenzmassen sich durch andere Merkmale als die Färbung des Zellsaftes unterscheiden. Einen solchen Fall habe ich in der Tat nachweisen können.

Wir sprachen schon oben von der Panaschierung der Coleus-Pflanzen, die fast auf allen Spielarten eine mehr oder minder auffällige Zeichnung der Spreiten neben der durch das Anthocyan bedingten hervorruft. Es handelt sich um eine Fleckenpanaschierung[1]: auf den normal ergrünten Spreitenanteilen bilden sich unregelmäßig gestaltete Flecken mit verwaschenen Umrissen. Unter den sehr zahlreichen von mir geprüften Individuen befand sich eines, bei welchem die Fleckenpanaschierung nicht die ganze Pflanze, sondern nur einen Sektor bunt machte, und auf die ich mit einer näheren Beschreibung eingehen möchte.

Nr. 4.

Am sechsten Laubblattknoten wurde ein auffällig asymmetrisches Blatt beobachtet (VI*a*), dessen kleinere Spreitenhälfte fast völlig blaß war und nur vereinzelte grüne Flecke aufwies, während die andere größere Hälfte normal ergrünt war und nur unmittelbar an dem Mittelnerv einen ganz schmalen blassen Saum aufwies. Das andere Blatt desselben Knotens (VI*b*) war ebenfalls asymmetrisch; bei ihm bildete aber nicht die Mittelrippe die Grenze zwischen dem gefleckten und ungefleckten Areal, sondern eine Linie, deren Verlauf aus Fig. 21 ersehen wird.

Am siebenten Knoten standen ein normal grünes Blatt, das nur an der Mittelrippe einen sehr schmalen weißlichen Saum aufwies, und ein in beiden Spreitenhälften gleichmäßig verblaßter einander gegenüber.

Am achten Knoten fanden sich zwei blasse Blätter, am neunten wiederholten sich die am siebenten beobachteten Verhältnisse usw.

Die Anthocyanverteilung erfolgte unregelmäßig marmoriert, auf grünen und blassen Spreitenteilen in gleicher Weise, so daß sie bei der vorliegenden Schilderung nicht berücksichtigt zu werden braucht.

Auch die Blätter der tieferen Internodien zeigten bereits deutliche, den geschilderten sektorialen Teilungen entsprechende Panaschierung. —

Die Seitensprosse der vorliegenden Pflanze waren verschiedener Qualität. Die aus den Achseln grüner oder fast völlig grüner Blätter sich entwickelnden Triebe trugen normal grüne Blätter; aus den Achseln blasser Blätter entwickelten sich blasse Seitensprosse. Die aus den Achseln sektorial geteilter Blätter sich entwickelnden waren verschiedener Art: entweder sie waren durchweg mit blassen Blättern ausgestattet, oder sie wiederholten auf ihren Spreiten eine sektoriale Teilung, die der des Deckblattes entsprach (vgl. oben Fig. 2).

Die Anisophyllie bei den aus einem grünen und einem blassen Blatt gebildeten Paaren war bei den Achselsprossen noch erheblich stärker ausgebildet als beim Hauptsproß.

Die Achsen der blassen Seitensprosse waren beträchtlich schwächer als die der normal-grünen.

---

1) Vgl. Küster, Pathol. Pflanzenanatomie, 2. Aufl., 1916, pag. 22.

Die Achse des sektorial geteilten Hauptsprosses ließ in ihrer anatomischen Struktur keine Eigentümlichkeiten erkennen, die sich mit Bestimmtheit mit der sektorialen Teilung hätten in Beziehung bringen lassen.

Aus der gegebenen Schilderung geht hervor, daß das in Rede stehende Exemplar eine ganz ähnliche sektoriale Teilung aufweist, wie die oben geschilderten Exemplare Nr. 1 und 2. Die Sektorenteilung konnte ich durch acht vegetative Internodien mit großer Deutlichkeit verfolgen. Die Breite des blassen Sektors war in verschiedenen Höhen des Gewächses verschieden; sie stieg von den unteren Internodien nach der Spitze der Pflanze zu von weniger als 2 R bis auf einen Wert von ungefähr 3 R.

Die Sektoren, aus welchen der geschilderte Sproß besteht, unterscheiden sich voneinander in der Weise, daß der eine normal bleibt, der andere jener nicht näher bekannten „enzymatischen“ Krankheit verfällt, als deren Symptom wir die Weißfleckigkeit der Coleus-Blätter zu betrachten haben. Auch die bei dem geschilderten Exemplar vorliegende Sektorteilung wird auf eine am Vegetationspunkt des Hauptsprosses erfolgende inäquale Zellteilung zurückzuführen sein. Ebenso wie für die früher geschilderten Anthocyansektoren, Marmorierungen usw. wird auch für die im Auftreten der Fleckenpanaschierung bzw. ihrer Lokalisation sich bekundende Sektorteilung anzunehmen sein, daß die Produkte einer von der Theorie geforderten inäqualen Zellteilung, auf die wir diese wie jene Erscheinungen zurückführen, zwei in ihrem Chemismus verschiedene, auf gleiche äußere Bedingungen ungleich

a

b

Fig. 21. Zwei asymmetrische Blätter (VI*a* und VI*b*) eines Internodiums von Coleus; diejenigen Teile, welche Fleckenpanaschierung aufweisen, sind unpunktiert geblieben. Die chlorophyllreichen Spreitenhälften sind größer als die blassen.

reagierende Elemente darstellen — sei es, daß nur in der Deszendenz einer der beiden Geschwisterzellen das die Fleckenpanaschierung hervorrufende Virus entsteht, sei es, daß nur die Nachkömmlinge einer der beiden Zellen auf jenen Stoff mit dem Verblassen ihres Chloroplastenapparates reagieren.

Der Fall, daß an Vegetationspunkten von Individuen der gleichen Spezies inäquale Teilungen verschiedener Art erfolgen, d. h. solche, deren Produkte sich durch Eigenschaften prinzipiell verschiedener Art unterscheiden — mit anderen Worten, daß Angehörige der gleichen Spezies Sektorialteilungen prinzipiell verschiedener Art aufweisen können, beansprucht besonderes Interesse, das mich veranlaßte, nach weiteren Beispielen zu fahnden. Ich glaube ein solches bei Urtica dioica gefunden zu haben. Bei dieser Spezies ist sektoriale Panaschierung von mir wiederholt beobachtet worden, d. h. solche, bei welcher ein Sektor der Pflanze blaß, der Rest normal-grün ausfällt[1]). Eine andere Sektorspaltung, die ich bisher allerdings nur einmal beobachtet habe, besteht darin, daß ein Sektor der Pflanze derselben Fleckenpanaschierung verfällt, die für Coleus zu schildern war, derart, daß ein Sektor des Sprosses auf seinen

Fig. 22. Sektorialteilung bei Urtica dioica: normal-grüne Spreitenanteile (im Quadranten rechts oben, sowie links in der Mitte) neben fleckenpanaschierten.

1) Ein sehr lehrreiches Exemplar, bei dem die weißen Spreiten bzw. Spreitenhälften hinsichtlich ihrer Größe auffallend stark hinter den normal-grünen Anteilen zurückgeblieben waren, durfte ich dem Herbarium des Herrn Dr. Franz Roth (Godesberg) entnehmen.

Spreiten reichliche Gelbfleckung aufweist, während der Rest normalgrün sich entwickelt. Ich konnte den Sektor an meinem Urtica-Material durch vier Internodien mit großer Deutlichkeit verfolgen: Fig. 22 zeigt die Blätter von zwei benachbarten Knoten in ihrer natürlichen Zusammengehörigkeit nebeneinander gelegt; bei zwei Blättern folgt die Grenze der fleckenpanaschierten und normal-grünen Anteile der Mittelrippe, bei einem dritten Blatt ist nur ein schmaler, normal-grüner Anteil zu erkennen.

* * *

Die von der hier erörterten Theorie angenommenen inäqualen Teilungen lassen aus einheitlichem, d. h. gleich veranlagten Zellenmaterial verschieden qualifizierte Zellenarten hervorgehen. Diese Differenzierung erfolgt nicht allmählich, d. h. sie wird nicht bei den Produkten mehrerer aufeinander folgender Zellenteilungen immer deutlicher erkennbar; vielmehr wird — wie wir annehmen müssen — bereits bei einer Teilung das Maß des erreichbaren Differenzierungsgrades erreicht. Es handelt sich demnach um Teilungen, die den Charakter von Zellenmutationen haben und vermutlich denjenigen vergleichbar sind, auf die wir die an Mikroorganismen beobachteten „Mutationen" zurückzuführen haben.

In der Aszendenz einer Zelle können sich eine oder mehrere inäquale Teilungen ereignen; innerhalb anthocyanhaltiger Sektoren, die auf Zellenmutation zurückzuführen sind, erscheinen zuweilen anthocyanfreie Einsprengsel, die wir durch Annahme einer erneuten inäqualen Teilung zu erklären versucht haben: läßt die erste einen anthocyanhaltigen „Mutanten" entstehen, so liefert die andere einen anthocyanfreien Atavisten; der zweite Schritt macht in gewissem Sinne die Wirkungen des ersten für einen Teil der neuen Zellendeszendenz rückgängig [2]).

Die Erfahrungen der Bakteriologen machen es wahrscheinlich, daß durch bestimmte äußere Bedingungen das Auftreten von Mutationen begünstigt wird, wenn auch — nach Beyerinck — die Bedeutung

---

1) Vgl. z. B. Beyerinck, M. W., Mutation bei Mikroben (Folia microbiol. 1912, Bd. I, pag. 4).

2) Wenn hier von Mutanten und Atavisten die Rede ist, so soll mit den Terminis nur die korrelative Beziehung zwischen der einen und der anderen Zellenform zum Ausdruck gebracht werden, und nicht die eine von beiden Formen — die des Atavisten — als die in irgendwelchem Sinne ursprüngliche bezeichnet werden.

der „Innenbedingungen bei der Mutation überwiegend" ist. Welche Rolle die Außenweltbedingungen den inäqualen Teilungen unserer Coleus-Pflanzen gegenüber spielen, ist vorläufig noch unklar. Was über die Größe und Verteilung der auf inäquale Teilungen zurückgeführten bunten Areale auf die Teile der Spreite und die verschiedenen Abschnitte des Sprosses zu sagen war, läßt — ebenso wie die ungleiche Art der Panaschierung, die wir an frühen und an späteren Laubblättern eines Sprosses (z. B. von Acer pseudo-platanus) wahrnehmen — vorläufig nur Schlüsse auf die Beeinflußbarkeit der Zellenmutation durch die im Organismus selbst verwirklichten Bedingungen zu. Anhaltspunkte zur Beurteilung des Einflusses äußerer Bedingungen haben mir meine bisherigen Beobachtungen nicht gegeben; allerdings war es mir bisher auch nicht möglich, meinen Kulturen den Umfang zu geben, der für die in Rede stehenden Untersuchungen vielleicht notwendig gewesen wäre.

II. Zeichnung mit kreisrunden Anthocyanflecken.

Die Exemplare, auf welche sich die nachfolgenden Schilderungen beziehen, treten in den Coleus-Aussaaten in erheblich geringerer Zahl auf als die sektorial oder marmoriert gezeichneten. Eine eingehende Beschreibung der in Rede stehenden Zeichnung wird nicht zu umgehen sein.

Beschreibung.

Es wird genügen, ein Exemplar zu beschreiben, da der zweite Modus der Anthocyanzeichnung keineswegs so viele Varianten entstehen läßt, wie der im ersten Kapitel geschilderte.

Nr. 5.

Achsen und Blattstiele sind durchweg schwarzrot, die Färbung der Spreiten ist sehr mannigfaltig:

Die Blätter sind durchweg panaschiert (s. oben); längs der Mittelrippe entwickelt sich ein blasses, dreieckiges Feld, das bis zur Spitze der Spreite reichen kann, in der Mehrzahl der Fälle aber nur die untere Hälfte oder die unteren zwei Drittel der Spreite durchzieht. Von der Mittelrippe her folgt die blasse Verfärbung noch den stärkeren Seitennerven eine Strecke weit. Außerdem erscheinen an vielen Blättern kreisrunde, langsam heranwachsende blasse Felder, die mit der die Mittelrippe begleitenden Zone nicht in Zusammenhang stehen. Die Panaschierung hat auch hier nichts mit der Verteilung des Anthocyans zu tun.

Die Unterseiten der Blätter sind rot gefärbt, nur die schwächeren Nerven erheben sich auf ihr als grünes Aderwerk. Im allgemeinen ist die Färbung der Unterseite nicht gleichmäßig rot, sondern in der Nähe der stärkeren Nerven, d. h. derjenigen Teile der Nervatur, deren Gewebe (Epidermis, Grundgewebe) Anthocyan enthält, ist die Epidermis beträchtlich dunkler gerötet als an den anderen Teilen der Spreite.

Auf der Oberseite beschränkt sich die Rotfärbung auf die Mittelrippe, die den stärkeren Seitennerven benachbarten Teile und den Blattrand.

Über die Färbung des Blattrandes gibt Fig. 23 (*c* und *d*) Aufschluß: die Spitzen der Blattzähne sind farblos.

Die anthocyanroten Felder der Blattmitte folgen zumeist als unregelmäßige umgrenzte Dreiecke der Mittelrippe. Daß sie mit den blassen Mittelfeldern (s. oben) der Blattspreiten nichts zu tun haben, ergibt sich schon daraus, daß sie bald weniger weit als diese zur Spitze des Blattes hin sich entwickeln, bald über die Grenzen der blassen Felder hinausreichen, — daß sie ferner auch in ihrer Breitenentwicklung bald hinter jenen zurückbleiben, bald sie überholen.

Wie man an den Seitenzweigen älterer Exemplare sehr deutlich sehen kann, verhalten sich die roten Areale der Blattoberseite an verschiedenen Internodien ungleich: die Blätter der unteren Internodien zeigen eine breite Entwicklung der roten Felder an der Basis der Spreite; das rote Areal nimmt unregelmäßig nierenförmige oder andere, oft zweilappige Gestalt an, indem die Fortsetzung

a

b *c* *d*

Fig. 23. Verteilung der Anthocyanfelder auf der Oberseite der Blätter von Coleus hybridus (2. Typus); bei *a* zweilappige Form des roten Feldes; bei *b* ähnliche Form, kombiniert mit Rotfärbung der Mittelrippe; bei *c* sind die der Mittelrippe anliegenden Spreitenteile in der unteren Hälfte des Blattes rot; bei *d* folgt die Rotfärbung den stärkeren Seitennerven.

der roten Felder längs der Mittelrippe spärlich und kurz ausfällt, oder ganz unterbleibt oder sogar, indem die Rotfärbung in der Nähe der Mittelrippe unterbleibt (Fig. 23*a*, *b*, *c*).

Die Formen der Anthocyanfelder sind auf den beiden Hälften der Spreiten gewöhnlich einander ähnlich, ohne daß völlige Symmetrie erreicht würde. Auffallend sind diejenigen Fälle, in welchen die Spreitenhälften des nämlichen Blattes stark abweichende Form aufweisen (Fig. 24).

ä

i

Fig. 24. Chromatische Asymmetrie der Blätter (Coleus hybridus, 2. Typus); untere Internodien der Seitensprosse. *ä* äußere, *i* innere Spreitenhälften; vgl. den Text.

Sehr oft läßt sich an den Blättern der Seitenzweige die asymmetrische Verteilung des Anthocyans als die Wirkung korrelativer Beeinflussungen erkennen. Diejenigen Blätter, welche in der Transversalebene der Seitensprosse stehen, sind auf der der Hauptachse zugewandten Hälfte sehr viel reichlicher mit Anthocyan ausgestattet als auf den äußeren Spreitenhälften (vgl. Fig. 24), zuweilen sind diese sogar völlig anthocyanfrei. Wie die Figur zeigt, reicht das Anthocyanareal auf den inneren Spreitenhälften weiter hinauf als an den äußeren; im übrigen zeigt die Form der Felder größte Mannigfaltigkeit. — Bei denjenigen Blättern der Seitensprosse, die in der Medianebene stehen, ist die Verteilung des Anthocyans annähernd symmetrisch; die Anisophyllie ist in den unteren Internodien oft sehr auffallend (Fig. 25).

Fig. 25. Anisophyllie.

Die Grenzen der Anthocyanfelder sind niemals gradlinig, sie zeigen weder Beziehungen zu dem Verlauf der Nerven, noch solche zu den Grenzen der chromophyllarmen blassen inneren Teile der Spreiten. Zu einer besonderen Besprechung des hier in Rede stehenden Typus nötigt das Auftreten isolierter roter Flecken, welche auf der Mehrzahl der Blätter auftreten, und das zusammenhängende mittlere Anthocyanfeld oft in dichten Scharen umgeben (vgl. Fig. 23*a*, *b*, *d*), in anderen Fällen ganz verein-

zelt sich finden. Diese Flecke sind stets kreisrund, oder zeigen sich zu Gruppen vereinigt, die ihrerseits von Kreislinien bzw. Stücken von solchen umgrenzt sind. Sie gehen auch über die schwächeren Nerven weg, ohne durch sie in der Ausbildung der runden Form sich stören zu lassen.

Über den stärkeren Anteilen der Leitbündel treten diese isolierten Anthocyanflecke nicht auf. An älteren Pflanzen sind die Blätter gewöhnlich reicher gesprenkelt als an jüngeren; — die Blätter der oberen Internodien sind im allgemeinen reicher gezeichnet als die der unteren. —

Fig. 26. Anthocyanflecken im Mesophyll von Coleus hybridus (Typus 2); Aufnahme in durchfallendem Licht.

Die mikroskopische Untersuchung der Spreiten macht mit folgendem bekannt: Die Schließzellen bleiben farblos, auch wenn die sie umgebenden Epidermiszellen dunkelrot gefärbt sind.

Die Haare sind im allgemeinen anthocyanhaltig, die Köpfe der Drüsenhaare und zuweilen auch die oberste (seltener zwei oberste) Stielzelle bleiben farblos. Auch die auf ungefärbter Epidermis sich erhebenden Haare können Anthocyan entwickeln.

Alles bisher Mitgeteilte bezieht sich auf die Anthocyanfärbung der Epidermiszellen: Die kräftige Zeichnung der Blattspreiten wird durch sie hervorgerufen. Auch das Grundgewebe der Blätter kann eine Zeichnung aufweisen, indem kreisrunde Stellen mit stark verwaschenen Umrissen sich in der Masse des anthocyanfreien Mesophylls entwickeln. Die Verteilung dieser roten Fleckchen ist ganz unregelmäßig (Fig. 26); in einem Interkostalfeld, das von den schwächsten Anteilen des Nervaturnetzes umgrenzt wird, können drei bis fünf Anthocyanfleckchen enthalten sein. Mit der Verteilung der Trichome hat, wie ausdrücklich bemerkt sein mag, ihr Auftreten keinen Zusammenhang.

Theoretisches.

Einige der wichtigsten Unterschiede, welche die im ersten und und die im zweiten Kapitel beschriebenen Zeichnungen der Coleus-Blätter erkennen lassen, sind folgende:

1. Die Form der Anthocyanfelder ist eine verschiedene; bei den des 2. Typus spielt die Kreislinie als Begrenzung eine große Rolle.

2. Auf die Verteilung des Anthocyans haben beim 2. Typus — neben anderen Faktoren — auch trophische Korrelationen ihren Einfluß (Fig. 24).

3. Die Umrisse des Anthocyanareals sind beim 2. Typus unscharf.

4. Sektorenteilung fehlt bei den nach dem 2. Typus gezeichneten Individuen.

Alle Unterscheidungspunkte führen zu der Annahme, daß die differente Ausbildung der Zellen eines Gewebes hier anders als durch Zellenmutation zustande kommt.

Ich nehme an, daß den dem 2. Typus folgenden Anthocyanzeichnungen eine Keimwirkung im Sinne der physikalischen Chemie zugrunde liegt.

Lassen wir auf einer Glasplatte eine Schicht Salzlösung langsam eintrocknen, so sehen wir hier und da auf der Platte Kristalle ausfallen. Diese wirken als „Keime", in dem sie scheinbar die noch in Lösung befindlichen Anteile der kristallisierbaren Substanz anziehen und durch ihre Anlagerung sich vergrößern: offenbar sind an den Flächen bereits vorhandener Kristalle die Bedingungen für den Übergang in die feste Phase günstiger als an anderen Stellen. Während die kristallisierbare Substanz bei Beginn des Versuchs in gleichmäßiger Schicht die ganze Fläche bedeckte, ist während des Kristallisationsprozesses eine Differenzierung eingetreten — derart, daß kristallinische Anhäufungen jener Substanz durch mehr oder minder weite leere Flächen voneinander getrennt werden.

Keimwirkungen vergleichbarer Art spielen bei vielen Selbstdifferenzierungsvorgängen der Pflanzen offenbar eine bedeutungsvolle Rolle. Namentlich von den an Perigon und Korolle vieler Blüten sichtbaren

Zeichnungen nehme ich an, daß sie auf Keimwirkungen zurückführbar sind. Solche gehen nicht nur von kristallinischen Einheiten aus, auf welche die vorangehende Erläuterung sich bezog, — sondern auch von kolloiden Produkten und anders gearteten Ausfällungen[1]). Um die Entstehung der kreisrunden Anthocyanfelder auf Keimwirkungen zurückführen zu können, müßten die beiden Annahmen gemacht werden, daß an denjenigen Stellen, welche später die Mittelpunkte der Anthocyankreisfelder werden, die Bildung eines vielleicht kolloiden Keimes einer nicht näher bekannten Substanz erfolgt, und rings um ihn aus dem in den benachbarten Zellen enthaltenen Material Moleküle oder Molekülgruppen der gleichen Verbindung sich anlagern; — diese hypothetische Substanz müßte zur Bildung des Anthocyans in direktem oder indirektem Zusammenhang stehen, d. h. zu seiner Bildung als Baumaterial oder als Katalysator erforderlich sein.

1) Vgl. Liesegang, R. E., Keimwirkungen in Gelen (Kolloid-Zeitschr. 1915, Bd. XVI, pag. 76).

Über die Bedingungen der Heterophyllie bei Petroselinum sativum Hoffm.

Von **Georg Lakon**.

(Mit 6 Abbildungen im Text.)

Die Petersilie (Petroselinum sativum Hoffm.) ist bekanntlich eine 2jährige, ausgesprochen heterophylle Pflanze; im 1. Jahre wächst sie rein vegetativ und besitzt anders gestaltete Blätter als im 2. Jahre der Entwicklung, wo die Pflanze zur Blütenbildung übergeht. In Schlechtendal's Flora[1]) werden die beiden Blattformen folgendermaßen beschrieben: „Im 1. Jahre, wo die Petersilie nur Wurzelblätter treibt, hat sie ein anderes Ansehen als im 2., wo sie Stengel und Blüten bildet. Die Wurzelblätter sind nämlich langgestielt, zwei- bis dreifach fiederig geschnitten, die Abschnitte eirund, am Grunde keilförmig und gegen die Spitze drei- bis mehrspaltig." Bei den blühreifen Pflanzen sind dagegen „die unteren Blätter dreifach gefiedert, mit eiförmig-keiligen, dreispaltigen und gezähnten Blättchen, die oberen Blätter dreizählig mit lanzettlichen, ganzen und dreispaltigen Blättchen". Die allmählichen Übergänge der Blätter von der unteren dreifach gefiederten bis zur oberen dreizähligen Endform, veranschaulicht Fig. 2, welche die Form der aus verschiedenen Höhen einer normal entwickelten, blühenden Pflanze (Fig. 1) entnommenen Blätter wiedergibt. Blatt 1 ist das unterste, dem Wurzelstock am nächsten stehende Blatt. Unter Nr. 6 sind einige der obersten, in der nächsten Nachbarschaft der Blütenstände stehenden Blätter vereinigt. Nr. 2—5 stellen einige in verschiedenen Zwischenräumen stehende Blattformen dar, welche als Übergangsformen von der einen (Nr. 1) zu der anderen (Nr. 6) extremen Blattform zu betrachten sind. Die Umwandlung besteht in einer starken Verkürzung des Blattstieles und einer Reduktion sowohl der Fläche, wie auch der Anzahl der einzelnen Blattfieder. Die Endform ist ein dreiteiliges, fadenförmiges Blatt.

Unter den zahlreichen 2jährigen Exemplaren, die ich zu untersuchen Gelegenheit hatte, befanden sich auch vereinzelte, die eine solch regelmäßige Umwandlung der Blattform, wie die oben auf Grund der Fig. 1 und 2 geschilderte, vermissen ließen. Ein solches „abnormes"

1) Flora von Deutschland, 5. Aufl., herausg. von Hallier, Bd. XXVII, pag. 89 ff.

Exemplar stellt Fig. 3 dar. Die Pflanze zeigt nur vereinzelte Blütenstände und hat einen abnormen Wuchs. Die allmählichen Übergänge in der Blattform sind über die ganze Pflanze unregelmäßig zerstreut. Fig. 4 zeigt einige der interessantesten, aus den verschiedensten Regionen der Pflanze entnommenen Blattformen. Blatt 1 ist aus der mit 1 bezeichneten Stelle der Fig. 3 entnommen. Es hat demnach eine seiner Lage nach normale Form, wie aus dem Vergleich mit dem Blatt 1 der Fig. 1 und 2 hervorgeht.

Fig. 1. Eine normal entwickelte, blühreife Petersilienpflanze. (Ca. $^1/_7$ nat. Gr.)

Fig. 2. Blattformen der auf Fig. 1 wiedergegebenen normalen, blühreifen Pflanze. Die Blätter 1—6 sind aus den mit den entsprechenden Zahlen bezeichneten Stellen der Fig. 1 entnommen. (Ca. ½ nat. Gr.)

Die Blätter 2, 3 und 4 sind aus der Region 2 der Fig. 3 entnommen, und zwar 2 und 4 sind „äußere" Blätter, während Blatt 3 zu einem nachträglich an der Achsel des Blattes 4 entstandenen Achseltrieb gehört. Die Blätter 2 und 4, welche also zu dem ursprünglichen Wuchssystem gehören, zeigen eine, ihrem Entstehungsort nach normale Form, welche den auf Fig. 1 und 2 unter Nr. 2, 3 und 4 wiedergegebenen

entspricht. Blatt 3 dagegen stellt einen „Rückschlag" dar; es hat die Form der unteren Blätter, etwa wie das unter Nr. 1 abgebildete. Das Blatt 3 mußte aber seiner Lage nach zum mindesten die Form von Blatt 4 haben. Ähnliches gilt von den Blättern 5, 6 und 7. Blatt 5 und 6 sind aus der Region 3 (Fig. 3) entnommen. Blatt 5 gehört zum ursprünglichen Verzweigungssystem und hat eine mehr oder weniger seiner Lage entsprechende Form, Blatt 6 dagegen gehört zu einem sekundären Achselsproß und hat die Form der unteren Blätter; es stellt somit ähnlich wie Blatt 3 eine Rückschlagsform dar. Auch Blatt 7, welches aus der obersten Region (auf Fig. 3 mit Nr. 4 gezeichnet) am Fuße eines spät entstandenen Blütentriebes entnommen wurde, hat die Form eines „unteren" Blattes.

Fig. 3. Eine abnorme 2jährige Petersilienpflanze mit Rückschlägen zur Jugendform. (Ca. $^{1}/_{7}$ nat. Gr.)

Die beschriebene „abnorme" Pflanze zeigt also nicht die übliche regelmäßige Umwandlung der Blattform von unten nach oben in chronologischer Reihenfolge; die verschiedenen Umwandlungsstadien sind vielmehr hier regellos miteinander vermengt. Das spontane Auftreten von derartigen Störungen in der Blattform bei der Petersilie machten es wahrscheinlich, daß diese Pflanzenart ein besonders gutes Objekt zur Prüfung der Frage nach den Bedingungen der Heterophyllie abgeben würde. Meine Untersuchungen bestätigen diese Vermutung vollkommen. Bei der Versuchsanstellung und bei der Behandlung der ganzen Frage überhaupt ging ich von unseren heutigen Kenntnissen von dem Wesen der Heterophyllie aus, die wir bekanntlich den bahnbrechenden Untersuchungen von Goebel verdanken. Die Goebel'schen Untersuchungen haben die Abhängigkeit der Heterophyllie von den äußeren Bedingungen in einwandfreier Weise bewiesen. Goebel hat vornehmlich an Campanula rotundifolia, einem zu derartigen Untersuchungen besonders günstigen Objekt, gezeigt, daß die Blattform von der Lichtintensität abhängig ist[1]). Bei Kultur in schwachem Licht

1) Vgl. folgende Arbeiten und Werke von Goebel: Über die Abhängigkeit der Blattform von Campanula rotundifolia von der Lichtintensität usw. (Flora 1896, Bd. LXXXII, pag. 1—13). — Eine merkwürdige Form von Campanula rotundifolia

verharrt die Pflanze in der Jugendform und bildet ausschließlich Rundblätter. Selbst die schon zur Folgeform übergegangenen Individuen können durch Herabsetzung der Lichtintensität zur Rückkehr zur Jugend-

Fig. 4. Blattformen der auf Fig. 3 wiedergegebenen abnormen Pflanze. Nähere Erklärung im Text. (Ca. ½ nat. Gr.)

form gezwungen werden. Wir wissen aber andererseits, daß die Beeinflussung der Ausgestaltung der Pflanze durch die Außenwelt keine

(Ebenda 1905, Bd. XCV, pag. 232—234). — Einleitung in die experimentelle Morpholgie der Pflanzen 1908, pag. 13 ff. — Organographie, 2. Aufl., 1. Teil, pag. 404 ff. — In diesen beiden zuletzt genannten Werken sind eingehende Behandlungen der Heterophyllie enthalten.

direkte ist. Die äußeren Bedingungen beeinflussen nämlich nicht unmittelbar die spezifische Struktur der Pflanze, sondern zunächst nur die in dieser innewohnenden, „inneren“ Bedingungen, welche ihrerseits auf die spezifische Struktur einwirken [1]). Es erwächst demnach der Forschung die wichtige, aber zugleich schwierige Aufgabe, die Natur der inneren Bedingungen, welche für die eine oder die andere Blattform maßgebend sind, aufzudecken. Goebel hat diese Sachlage folgendermaßen formuliert [2]): „Indes handelt es sich hier ebensowenig wie in den anderen Fällen um eine ‚spezifische‘ Lichtwirkung. Das Licht wirkt insofern ein, als es die Stoffwechselvorgänge beeinflußt. Demgemäß kann eine Rückkehr zur Jugendform bei Campanula auch auf andere Weise erzielt werden, durch jede größere Störung in der Entwicklung der Pflanze (z. B. wenn man Sprosse mit Langblättern als Stecklinge benutzt), welche, wie wir annehmen dürfen, eine anderweitige Stoffverteilung — namentlich ein anderes Verhältnis der organischen und anorganischen Stoffe bedingen, als es ‚normal‘ vorhanden ist.“ In diesem Satze Goebel's haben wir zugleich den ersten Versuch, die Natur der inneren Bedingungen, welche die Heterophyllie beherrschen, festzustellen. Es ist selbstverständlich, daß jeder Versuch zur Feststellung der Natur der inneren Bedingungen gegenwärtig, wo wir uns über die chemischen und physikalischen Vorgänge innerhalb der lebenden Zellen nur grobe Vorstellungen machen können, nur hypothetischen Wert haben kann. Unanfechtbar ist aber die Grundlage der Goebel'schen Hypothese, nämlich die Annahme, daß Ernährungsverhältnisse für die Heterophyllie maßgebend sind. An einer anderen als der schon zitierten Stelle präzisiert Goebel [3]) näher das für die Bildung der höheren Blattform maßgebende Verhältnis der organischen Substanz zu den Nährsalzen, und zwar als ein Überwiegen der ersteren über die letzteren. Er zeigt, daß sowohl die Eingriffe, welche eine direkte einseitige Verminderung der organischen Substanz, wie diejenigen, welche eine einseitige Erhöhung der Nährsalzaufnahme bewirken, das Verharren in der primären Blattform bzw. die Rückkehr zu derselben zur Folge haben. Die Auffassung Goebel's findet auch in einem weiteren Umstand eine wichtige Stütze. Die Heterophyllie geht bekanntlich mit dem vegetativen Charakter bzw. der Blühreife des Individuums Hand

---

1) In der Nomenklatur folge ich Klebs (vgl. hierzu meine kurze Darstellung im Biolog. Zentralblatt 1915, Bd. XXXV, pag. 407 ff.).

2) Organographie, 2. Aufl., 1. Teil, pag. 408.

3) Einleitung in die experimentelle Morphologie, 1908, pag. 13—14. (Vgl. auch pag. 10 daselbst.)

in Hand. Die „unteren" Blätter kennzeichnen das rein vegetative Stadium, während die höhere Blattform für die reproduktive Phase der Entwicklung charakteristisch ist. Dieses Verhältnis zwischen Blattform und reproduktivem Charakter der Pflanze tritt auch bei den Petersilienpflanzen hervor. Der normale, allmähliche Verlauf der Blattumwandlung endet mit der Blütenbildung; bei den abnormen Individuen bedeutet der Rückschlag zu der unteren Blattform einen Verzicht auf die Blütenbildung. Die beschriebene abnorme Petersilie ist nur stellenweise zur spärlichen Blütenbildung gelangt: nur dort, wo ein Blütenstand zur Entwicklung gekommen ist, ist auch die Endform der Blätter erreicht worden. Goebel hat auf Grund seiner Erfahrungen mit Campanula darauf hingewiesen [1]), daß eine direkte Korrelation zwischen Blütenbildung und Blattform nicht besteht. Blühreife und höhere Blattform fallen nur deswegen zusammen, weil sie von denselben äußeren Bedingungen veranlaßt werden. Da wir aber andererseits angenommen haben, daß die äußeren Bedingungen zunächst die Herstellung bestimmter innerer Bedingungen herbeiführen, welche für die Entwicklung und morphologische Ausgestaltung maßgebend sind, so müssen wir den Schluß ziehen, daß für den Eintritt der Blühreife und für die Bildung der höheren Blattform gleichartige innere Bedingungen ausschlaggebend sind. Falls die Annahme Goebel's zutrifft, daß für die Blattform das Verhältnis der organischen Substanz zu den Nährsalzen den Ausschlag gibt, so müßte dieses Verhältnis auch für die Blütenbildung von Bedeutung sein. Dies ist nun tatsächlich der Fall. Die Erkenntnis von der Bedeutung eines relativen Überwiegens der organischen Substanz über die Nährsalze für die Blütenbildung hat sich in den letzten Jahren vornehmlich dank den Untersuchungen von Klebs Bahn gebrochen [2]). Es besteht heute kaum ein Zweifel darüber, daß diese Annahme wohl begründet ist.

Bei meinen Untersuchungen über die Heterophyllie bei der gemeinen Petersilie, die in der vorliegenden Arbeit besprochen werden sollen, und welche den Zweck verfolgen, gerade die Bedeutung der für die Heterophyllie maßgebenden inneren Bedingungen nachzuweisen und Anhaltspunkte für die Beurteilung der Natur derselben zu liefern, richtete ich den obigen Darlegungen gemäß das Augenmerk stets auf diejenigen Eingriffe oder Kombinationen von äußeren Bedingungen, welche bekanntermaßen geeignet sind, ein bestimmtes Verhältnis zwischen

1) Flora 1896, pag. 6.

2) Vgl. hierzu die Darstellung Klebs' in Handwörterb. d. Naturw., Bd. IV, pag. 288 ff.

organischer Substanz und Nährsalzen herzustellen. Zunächst operierte ich im Frühjahr mit soeben überwinterten, also 2jährigen Pflanzen. Ich versuchte durch reichliche Düngung, hohe Feuchtigkeit und Abschwächung der Lichtintensität ein Überhandnehmen der Assimilate, und somit auch den Eintritt der Pflanze in die zweite Phase der Entwicklung zu verhindern. Diese Behandlung hatte indessen nur in wenigen Fällen das vollständige Zurückbleiben der Pflanzen in der sonst nur für die erste Entwicklungsphase charakteristische Form zur Folge. Die Pflanze zeigte in den meisten Fällen deutlichen Widerstand. Derselbe bestand in der Regel darin, daß die ersten Schritte zum Übergang in die Folgeform getan wurden. Aber nur wenige Individuen schritten weiter zur Bildung eines „Blüten"stengels; diese Individuen glichen dem oben beschriebenen abnormen Exemplar, indem sie gar nicht oder nur äußerst spärlich zur Blütenbildung übergingen und rein vegetative Aussprossungen mit Rückschlag zu der Jugendform aufwiesen. In den meisten Fällen brachten die Pflanzen die ersten Übergangsformen zu der höheren Blattform hervor, ohne zur Stengelbildung überzugehen; der Widerstand wurde dann aufgegeben und die Pflanzen bildeten reichlich Blätter der „unteren" Form. Diese Pflanzen glichen also im Gesamthabitus den 1jährigen Individuen; nur bei näherer Beobachtung konnte festgestellt werden, daß die zu Anfang des zweiten Frühjahrs gebildeten Blätter „abnorme" Form hatten. Bei diesen Pflanzen kann man also drei Perioden der Blattentwicklung unterscheiden: die äußeren, im 1. Jahre der Entwicklung gebildeten Blätter haben die normale Jugendform; die folgenden, im Frühjahr des 2. Jahres gebildeten Blätter stellen die ersten Übergangsformen zur Folgeform dar; die zentralen, zuletzt gebildeten Blätter sind Jugendblätter und gleichen in der Form den äußersten. Fig. 5 gibt zwei Blätter einer solchen Pflanze wieder: Blatt 1 wurde im Anfang des 2. Lebensjahres gebildet und stellt eine Übergangsform zu der Folgeform dar; Blatt 2 wurde später gebildet und hat die typische Form der Jugendblätter.

1

2

Fig. 5. Blätter einer vollständig in die Jugendform zurückgekehrten, 2jährigen Petersilienpflanze. Nähere Erklärung im Text. (Ca. ½ nat. Gr.)

Ich konnte leider keine so große Anzahl von Pflanzen den ver-

schiedensten Außenfaktoren unterwerfen — viele Versuchspflanzen gingen zunächst infolge extremer Behandlung zugrunde —, wie es erforderlich wäre, um den Anteil der einzelnen Faktoren für die erfolgte Rückkehr zu der Jugendform festzustellen. Immerhin war es auffallend, daß im Anfang des 2. Jahres am wenigsten die Verminderung der Lichtintensität wirksam war; am besten wirkte dagegen zu jener Zeit die hohe Bodenfeuchtigkeit und gute Düngung. Alles deutete darauf hin, daß hier nicht durch Herabsetzung der Assimilation, sondern nur durch Erhöhung der Nährsalzzufuhr das erstrebte Ziel, d. h. die Verhinderung eines Überhandnehmens der organischen Substanz über die Nährsalze erreicht werden kann. Diese Vermutung wurde andererseits durch theoretische Erwägungen gestützt. Das Aussprossen zu Anfang des 2. Jahres geht tatsächlich auf Kosten der im Wurzelstock aufgespeicherten organischen Substanz vor sich, während die Neuproduktion organischen Materials durch die Assimilation wenig ins Gewicht fällt. Die eigene Assimilation kommt erst später zur Geltung, wenn eine Erschöpfung des aufgespeicherten organischen Materials sich bemerkbar zu machen anfängt. Die Herabsetzung der Assimilation durch Lichtverminderung erwies sich in der Tat bei der späteren Entwicklung im 2. Jahre als sehr wirksam. Zu dieser Zeit konnte verminderte Lichtintensität, hohe Bedenfeuchtigkeit und Düngung das volle Zurückhalten der Pflanze in der Jugendform herbeiführen.

Der hartnäckige Widerstand, den die Petersilie im Anfang des 2. Entwicklungsjahres gegen jeden Versuch zum völligen Zurückhalten in der Jugendform zeigt, muß demnach auf dem Umstand beruhen, daß die Pflanze infolge der Aufspeicherung organischer Substanz im 1. Lebensjahre schon mit dem zur Ausbildung der Folgeform nötigen Überschuß an organischer Substanz in das 2. Lebensjahr übergeht. Die Richtigkeit dieser Annahme konnte ich durch folgenden Versuch beweisen: Einige Petersilienpflanzen wurden im Anfang des 2. Lebensjahres ihres Blattwerks vollständig beraubt; sie entwickelten — obwohl bei ihnen eine Neubildung organischer Substanz durch die eigene Assimilation ganz unmöglich war — unmittelbar aus der Erde Blätter, die Übergänge zu der höheren Blattform darstellten. Besonders deutlich war dieser Erfolg, wenn die Wurzelstöcke bei der Entblätterung aus der Erde genommen wurden, um dann wieder eingepflanzt zu werden. Der Vorteil dieser Behandlung lag anscheinend darin, daß beim Ausgraben der Pflanzen die Wurzeln verletzt werden, so daß zuerst die Nährsalzversorgung ungenügend war, was das Überwiegen der organischen Substanz über die Nährsalze förderte. Solche unmittelbar aus

dem Wurzelstock hervorgebrachten Übergänge zur höheren Blattform zeigt Fig. 6.

Aus dem Mitgeteilten geht hervor, daß die Petersilie schon beim Übertritt in das 2. Lebensjahr mit den für die Hervorbringung der Folgeform maßgebenden inneren Bedingungen ausgerüstet ist. Daraus folgt, daß wenn wir die Entwicklung dieser Pflanze vollkommen beherrschen und den Übertritt in die Folgeform ausschalten wollen, das Zustandekommen der maßgebenden inneren Bedingungen verhindern müssen: die Pflanze muß demnach schon während des 1. Lebensjahres der veränderten Kultur unterworfen werden.

Bei den Versuchen, die ich nunmehr anstellte, wurden die Pflanzen sofort nach erfolgter Keimung den Kulturbedingungen unterworfen, welche geeignet sind, den Eintritt der die Folgeform bestimmenden inneren Bedingungen zu verhindern. Hier war die schwache Beleuchtung von vornherein von ausschlaggebender Bedeutung. Pflanzen, welche während des 1. Entwicklungsjahres in gedämpftem Licht bei hoher Feuchtigkeit kultiviert wurden, machten auch im Anfang des 2. Jahres keine Anstalten, in die Folgeform überzugehen. Die Blätter solcher Individuen waren ungewöhnlich langstielig und sehr zart, der unterirdische Teil blieb schwach und unentwickelt.

Fig. 6. Unmittelbar aus dem Wurzelstock hervorgebrachte Petersilienblätter als Übergangsformen zur Folgeform. (Ca. ½ nat. Gr.)

Bei Anwendung von veränderten Kulturbedingungen ist es keinesfalls leicht, die richtige Kombination zu treffen; viele Versuchspflanzen gingen infolge extremer Behandlung zugrunde. Die Pflanzen sind insbesondere gegen nachträgliche Trockenheit äußerst empfindlich. Viele Pflanzen überwinterten schlecht, trieben im darauf folgenden Frühjahr entweder überhaupt nicht oder nur äußerst kümmerlich aus und gingen schließlich zugrunde; es hatte den Anschein, als ob diese Pflanzen während der Überwinterung stark gelitten hätten. Um diesen Schwierigkeiten auszuweichen, unterwarf ich einige Pflanzen einer anderen, viel bequemeren Behandlung. Dieselbe bestand darin, daß die Verhinderung des Überhandnehmens der organischen Substanz über die Nährsalze

nur durch andauernde Entfernung der älteren ausgewachsenen Blätter angestrebt wurde, so daß die Pflanzen — abgesehen von einer reichlicheren Wasserzufuhr und Düngung — den natürlichen äußeren Bedingungen, insbesondere der ungeschwächten natürlichen Beleuchtung überlassen werden konnten. Die Blätter wurden abgenommen, sobald sie ein gewisses Alter erreicht hatten. Diese Behandlung hatte in den meisten Fällen vollen Erfolg. Die Versuchspflanzen trieben im 2. Lebensjahre rein vegetativ aus und bildeten ausschließlich Blätter von der Jugendform.

Dieser letztere Versuch bestätigt somit die theoretischen Voraussetzungen aufs beste und zeigt in unzweideutiger Weise, daß die Entwicklung und morphologische Ausgestaltung der Pflanze von gewissen inneren Bedingungen abhängt; es liegt in unserer Hand, durch Einwirkung bestimmter äußerer Faktoren die Herstellung dieser inneren Bedingungen herbeizuführen. Der Versuch gibt aber ferner Auskunft über die Ursache einiger Unregelmäßigkeiten, die vielfach die in Gemüsegärten gezogenen Petersilienpflanzen zeigen. Letztere weisen nämlich öfters, insbesondere im 2. Lebensjahre, eine ungleichmäßige Entwicklung auf; viele von ihnen gehen sofort zur reichlichen, andere erst später und dann nur zur kümmerlichen Blütenbildung über. Die Herstellung der die Folgeform bestimmenden inneren Bedingungen ist demnach bei benachbarten und denselben äußeren Wachstumsbedingungen unterworfenen Exemplaren verschieden weit gediehen. Dieser Umstand erscheint beim ersten Blick befremdlich und erweckt den Eindruck eines Widerspruches gegen die Annahme von der Beeinflussung der Entwicklung durch die Außenwelt; die einzelnen Exemplare zeigen „individuelle" Verschiedenheiten, die den Anschein von „erblich fixierten" Eigenschaften bieten. Die Erscheinung hat indes mit irgendwelchen erheblich fixierten Eigenschaften nichts zu tun; sie ist allein auf den Umstand zurückzuführen, daß die einzelnen Petersilienpflanzen in den Gemüsegärten im 1. Entwicklungsjahre zufälligerweise in verschiedenem Maße ihrer Blätter beraubt werden! Bei wiederholter, starker Verstümmelung gehen die auf guter Gartenerde wachsenden Petersilien überhaupt nicht zur Folgeform über. Aus demselben Grunde kommen hier am meisten abnorme Formen vor. Diese Abnormitäten bei Gartenkultur sind äußerst lehrreich, sie werden aber viel zu wenig beachtet. Eine einzige Angabe über abnorme Petersilienblätter fand ich bei Masters[1]), worin ein Blatt beschrieben wird, welches Ähnlich-

1) Pflanzenteratologie. Übersetzung von Dammer. Leipzig 1886, pag. 494, Fig. 230.

keit mit den eingangs erwähnten Übergangsformen hat. Dieses Blatt unterscheidet sich von jenen Formen dadurch, daß bei ihm nicht die Endlappen, sondern die Seitenfieder den Übergang zu der Folgeform zeigen. Es besteht wohl kein Zweifel, daß wir auch in diesem Falle die Neigung zum Übergang in die Folgeform zu erblicken, die infolge gewisser Ernährungsstörungen entstanden ist.

Die verschiedene Ausgestaltung der inneren Bedingungen infolge der ungleichen Entblätterung erklärt auch den verschiedenen Grad des Widerstandes, den die aus den Gemüsegärten entnommenen Petersilienpflanzen den äußeren Eingriffen zur Unterdrückung der Folgeform im Anfang des 2. Lebensjahres entgegenstellen.

Bei den mitgeteilten Untersuchungen sind wir von der Voraussetzung ausgegangen, daß die Annahme Goebels von der Bedeutung des Verhältnisses der organischen Substanz zu den Nährsalzen für die Heterophyllie zutrifft. Wir haben die Pflanze denjenigen äußeren Bedingungen und Eingriffen unterworfen, welche geeignet sind, dieses Verhältnis in bestimmte Bahnen zu lenken. Der positive Ausfall der Versuche bildet den Beweis für die prinzipielle Richtigkeit der hypothetischen Voraussetzung. Zu ähnlichen Schlüssen ist in allerneuester Zeit W. Vischer[1]) gelangt auf Grund von experimentellen Untersuchungen über die Bedingungen der Jugend- und Folgeformen xerophiler Pflanzen. Die zahlreichen untersuchten xerophilen Arten zeigten kein inneres „Bedürfnis" zum Übergang in die Folgeform; dieselbe wird vielmehr infolge der Herstellung bestimmter innerer Bedingungen, und zwar eines Überwiegens der organischen Substanz über die Nährsalze herbeigeführt. Sobald diese inneren Bedingungen durch die früheren, d. h. diejenigen der Jugendform, — welche in einem Überwiegen der Nährsalze bestehen — ersetzt werden, findet ein Rückschlag in die Jugendform statt. Es ist dabei gleichgültig, durch welche äußere Faktoren oder Eingriffe die maßgebenden inneren Bedingungen, d. i. das bestimmte Verhältnis der organischen Substanz zu den Nährsalzen, hergestellt werden. Um die Rückkehr in die Jugendform zu erzielen, wendete Vischer folgende äußere Faktoren an: Verdunkelung, Einsetzen in Nährlösung, Zurückschneiden, hohe Luftfeuchtigkeit. Alle diese Behandlungen hatten die Herbeiführung der Jugendform zur Folge, und die Aschenanalysen zeigten, daß hierbei das Verhältnis des Aschen-

1) Experimentelle Beiträge zur Kenntnis der Jugend- und Folgeformen xerophiler Pflanzen (Flora 1915, Bd. CVIII, pag. 1—72).

gehaltes zur Trockensubstanz zugunsten der ersteren verschoben wurde. Bezüglich der Frage, wie das Verhältnis der organischen Substanz zu den Nährsalzen durch die erwähnten äußeren Faktoren beeinflußt wird, hebt Vischer mit Recht hervor, daß bezüglich der ersten drei Punkte keine Zweifel bestehen können. Was den Einfluß der Luftfeuchtigkeit betrifft, so kommt Vischer auf Grund eingehender Erörterungen zu dem Schluß, daß dieselbe nicht direkt durch Herabsetzen eines etwaigen Transpirationsreizes, sondern ebenfalls nur durch Beeinflussung des Stoffwechsels zu ungunsten der Assimilate zu wirken scheine, eine Ansicht, der auch ich vollkommen beistimme. In welcher Weise aber diese Beeinflussung stattfindet, konnte Vischer nicht feststellen. Auf Grund von Erwägungen, die ich bei einer späteren Gelegenheit eingehend darzulegen gedenke, bin ich zu der Ansicht gekommen, daß die für die Jugendform günstige Wirkung der Luftfeuchtigkeit in einer Förderung der Wachstumstätigkeit, insbesondere der Streckung besteht, wodurch ein rascher Verbrauch, und in Zusammenhang damit ein relativer Mangel von Assimilaten herbeigeführt wird. Durch die hohe Luftfeuchtigkeit erlangen die wachstumsfähigen Zellen denjenigen Grad von Turgeszenz, welcher für das Wachstum den höchsten Wert besitzt. Bei relativ trockener Luft kann das Wachstum nicht gleichen Schritt mit der Assimilation halten, und die Folge davon ist eine Anhäufung organischer Substanz; hat dieses Mißverhältnis zwischen der Produktion von organischer Substanz und der Wachstumstätigkeit seinen Höhenpunkt erreicht, so erfolgt eine Ablagerung der Assimilate in Form von Reservestoffen.

Die Bedeutung der Ernährung für die Heterophyllie kommt auch in dem Unterschiede zwischen Sonnen- und Schattenblättern der Buche (Fagus silvatica) zur Geltung. Das Auftreten von Schattenblättern ist als ein Rückschlag in die Jugendform aufzufassen[1]). „Die Schattenblätter sind" — sagt Goebel an dieser Stelle — „der Hauptsache nach Hemmungsbildungen, welche auftreten, wenn die Assimilationsbedingungen des betreffenden Sprosses im Vorjahre ungünstiger waren als die für das Auftreten der Sonnenblätter erforderlichen." Schon Herbst[2]) kam, gestützt auf die älteren Untersuchungen von Dufour[3]), zu der Annahme, daß hier der Einfluß des Lichtes nur in der Förde-

1) Goebel, Organographie, 2. Aufl., 1. Teil, pag. 495.

2) Über die Bedeutung der Reizphysiologie usw. Biol. Zentralbl. 1895, XV, pag. 729.

3) Influence de la lumière sur la forme et la structure des feuilles. Ann. sc. natur. Bot. 1887, T. VII.

rung der Assimilation zu erblicken sei. In seinen neuen umfangreichen Untersuchungen über die Entwicklung der Buche konnte Klebs[1]) diesen Einfluß der Assimilation durch eigene Untersuchungen nachweisen: Bei kontinuierlicher elektrischer Beleuchtung entwickelten die Buchen Blätter vom Schattentypus, weil eben die Assimilation gering war. Klebs kommt zu dem Schluß, daß für die Bildung von Blättern des Sonnentypus ein Überwiegen der organischen Substanz über die Nährsalze maßgebend ist.

Wie aus dem Gesagten hervorgeht, kommt die Bedeutung des relativen Überwiegens der organischen Substanz über die Nährsalze bei den verschiedensten Fällen der Heterophyllie zur Geltung. Durch die Anerkennung dieses Zusammenhanges können wir das Verhalten der in Frage kommenden Pflanzen im großen und ganzen verstehen, wenn auch das vorliegende Tatsachenmaterial keine sicheren Anhaltspunkte zur Beurteilung der Einzelvorgänge bietet. Für das Verständnis der Heterophyllie muß vor allen Dingen die Tatsache anerkannt werden, daß die von der spezifischen Struktur vorgeschriebene äußere Form (und der innere Aufbau) der Blätter bei den heterophyllen Pflanzen innerhalb weiter Grenzen sich bewegt. Der Artcharakter besteht in den bestimmten, von der spezifischen Struktur gezogenen Grenzen, die nicht überschritten werden können[2]). Für den Vegetationspunkt besteht in keinem Falle ein inneres, etwa „erblich fixiertes" Bedürfnis zur Bevorzugung dieser oder jener zulässigen Blattform. Derselbe ist vielmehr stets befähigt, jede innerhalb der von der erblichen spezifischen Struktur gesteckten Grenzen befindliche Blattform hervorzubringen; die Entscheidung, welche Form jeweils tatsächlich gebildet wird, liegt bei den inneren Bedingungen, die wiederum von den äußeren Bedingungen abhängen. In prinzipieller Hinsicht sind alle von der spezifischen Struktur zulässigen Formen als gleichwertig anzusehen. Wenn bei der Keimung der heterophyllen Pflanzen zunächst stets die Jugendform gebildet wird, so ist dies nur darauf zurückzuführen, daß die Herstellung der für die Folgeform maßgebenden inneren Bedingungen — nämlich des Überwiegens der organischen Substanz über die Nähr-

1) Über das Treiben der einheimischen Bäume speziell der Buche. Sitzber. Heidelb. 1914, Ak. Wiss., Math.-nat. Kl., 3. Abh.

2) Um nachzuweisen, wo die von der spezifischen Struktur gezogene Grenze liegt, müssen wir die betreffende Art dem Einfluß der verschiedensten äußeren Bedingungen unterwerfen. Da indessen dabei eine Erschöpfung der möglichen Kombinationen praktisch unmöglich ist, so ist auch eine genaue Kenntnis des Verlaufs dieser Grenze in Wirklichkeit nicht zu erlangen.

salze — eben erst später, nachdem die eigene Assimilation tätig gewesen ist, möglich gemacht wird.

Gestützt auf die oben gewonnenen Ergebnisse und theoretischen Schlüsse will ich im folgenden den Versuch machen, ein hypothetisches Bild von der Entwicklung der Petersilie in der Natur zu entwerfen. Es ist selbstverständlich, daß ich damit keinesfalls den Zweck verfolge, all die Einzelprozesse zu präzisieren oder ihr kompliziertes Ineinandergreifen zu analysieren. Das Bild soll vielmehr dazu dienen, unsere Anschauung an diesem bestimmten Beispiel klarzulegen. Es kommt daher dabei auch nicht darauf an, ob jeder Einzelvorgang in Wirklichkeit in der dargestellten Weise sich abspielt; die Hauptsache ist die prinzipielle Grundlage, auf der die ganze Betrachtungsweise beruht. Wird dann diese Grundlage auch bei der Betrachtung der Entwicklung anderer Pflanzenarten angewendet, so kann sie die für die experimentelle Erforschung jener Arten notwendige Richtlinie abgeben. Die Verbesserung und Vervollständigung dieses Entwurfes muß der Zukunft überlassen werden.

Die Form, in welcher der Vegetationspunkt der Petersilie austreibt, hängt von der Art der Ernährung desselben ab. Die dem Vegetationspunkt zur Verfügung stehende Nahrung ist in ihrer Zusammensetzung im wesentlichen quantitativen Verschiedenheiten unterworfen. Fassen wir die beiden großen Kategorien von Nährstoffen, nämlich die organischen und anorganischen ins Auge, so können wir die jeweilige besondere quantitative Zusammensetzung der Nährstoffe durch das Verhältnis (organische Substanz): (Nährsalze) ausdrücken. Bleibt dieses Verhältnis innerhalb bestimmter Grenzen, und zwar derart, daß man von einem relativen Überwiegen der Nährsalze über die organische Substanz sprechen kann, so wächst die Pflanze rein vegetativ und die Blätter verharren in der ursprünglichen Form: die Pflanze verharrt in der Jugendform. Verschiebt sich dagegen das Verhältnis der Nährstoffe zueinander derart, daß man von einem relativen Überwiegen der organischen Substanz über die Nährsalze sprechen kann, so geht die Pflanze in die Folgeform über. In gleicher Weise wie die Verschiebung des Verhältnisses der organischen Substanz zu den Nährsalzen zugunsten der ersteren eine allmählich zunehmende ist, so ist auch der Übergang der Pflanze von der Jugendform in die Folgeform ein allmählicher. Jedem Verhältnis der überwiegenden organischen Substanz zu den Nährsalzen entspricht eine besondere Blattform. Hat das Überhandnehmen der organischen Substanz über die Nährsalze den höchsten Grad erreicht, so erfolgt an Stelle von Blättern Blüten-

bildung. Unter diesen Voraussetzungen wäre die normale Entwicklung der Petersilie etwa folgendermaßen zu verstehen: Nach erfolgter Keimung stehen zunächst der jungen Keimpflanze — was organische Substanz betrifft — nur die im Samen abgelagerten Reservestoffe zur Verfügung. Wir wollen die Frage, ob in diesem allerersten Stadium der Entwicklung ein Überwiegen der organischen Substanz über die Nährsalze überhaupt möglich ist, dahingestellt sein lassen. Solange die ersten Organe der Pflanze, nämlich die ersten Wurzeln und die ersten Blätter ausschließlich auf Kosten der Reservestoffe gebildet werden, findet auch eine Verschiebung in dem Verhältnis der organischen Substanz zu den Nährsalzen statt, und zwar immer mehr zugunsten der letzteren, denn einerseits werden die verfügbaren Mengen der organischen Substanz immer kleiner, andererseits wird die Nährsalzzufuhr infolge der Vergrößerung des Wurzelsystems immer größer. Mit dem Einsetzen der eigenen Assimilationstätigkeit tritt die Bildung von organischer Substanz ein. Die Pflanze verfügt dann über neue Mengen organischer Stoffe, welche mit der fortscheitenden Vergrößerung der Blattfläche — absolut genommen — immer größer werden. Aber auch die Nährsalzaufnahme nimmt allmählich an Intensität zu. Die infolge der sehr günstigen äußeren Bedingungen sehr hohe Wachstumsfähigkeit läßt eine Zunahme der organischen Substanz nicht zu, sondern sie führt einen lebhaften Verbrauch derselben herbei; der Verbrauch der Stoffe findet sofort statt, d. h. sobald ihr Konzentrationsverhältnis den für das Wachstum zulässigen niedrigsten Grad erreicht hat. Wir können wohl annehmen, daß im allgemeinen bei sehr günstiger Temperatur und Bodenfeuchtigkeit — unter Voraussetzung eines unerschöpflichen Nährsalzgehaltes des Bodens — die Nährsalzaufnahme eine sehr hohe ist. Unter diesen Umständen ist in diesem Stadium der Entwicklung das Verhältnis der von den Vegetationspunkten als Nahrung aufgenommenen Nährstoffe durch das Überwiegen der Nährsalze über die organische Substanz gekennzeichnet. Solange diese Verhältnisse bestehen bleiben, fährt die Pflanze beständig fort, neue Blätter der ursprünglichen Form zu bilden, sie verharrt im Jugendstadium. Aber schon im Hochsommer werden diese Verhältnisse mehr oder minder tiefgreifend gestört. Denn zu dieser Zeit, wo die Assimilation ihren Höhepunkt erreicht, wird in der Natur einerseits die Nährsalzaufnahme infolge der großen Bodentrockenheit herabgesetzt, andererseits der Verbrauch der organischen Nährstoffe infolge der durch die hohe relative Lufttrockenheit verminderten Wachstumstätigkeit eingeschränkt. So fangen allmählich die organischen Stoffe an, die Überhand zu ge-

winnen. Bevor dieses Überhandnehmen der organischen Substanz die für den Eintritt der Folgeform notwendige Höhe erreicht hat, findet gegen Ende der Vegetationsperiode im Spätsommer und im Herbst eine Änderung der äußeren Bedingungen, vor allem der Temperatur statt, und zwar derart, daß ihre Kombination ein Wachstum überhaupt nicht mehr zuläßt; insbesondere werden die Nächte kalt, so daß die Bildung von neuen Organen bzw. ihre Streckung immer mehr eingeschränkt und schließlich ganz eingestellt wird. Zu jener Zeit ist aber die Assimilation des reichen Blattwerkes bei noch hoher Lichtintensität sehr lebhaft. Die gebildeten organischen Substanzen können nicht mehr restlos verkonsumiert werden, so daß ein Überschuß an organischer Substanz eintritt, der bis Ende der Vegetationsperiode zu Anfang des Winters fortbesteht. Die überschüssigen organischen Substanzen werden in den Wurzeln abgelagert, so daß die Pflanze mit einem großen Vorrat an Reservestoffen in die Winterruhe übergeht. Die Vorgänge im Winter, welche im wesentlichen in einem geringen Verbrauch von Reservestoffen infolge der Atmung bestehen, können hier übergangen werden. Die Pflanze geht im nächsten Frühjahr mit größeren Vorräten in die neue Vegetationsperiode über. Treten nunmehr günstige Wachstumsbedingungen ein, so stehen dem Vegetationspunkte Nährstoffe zur Verfügung, welche durch das Überwiegen der organischen Substanz über die Nährsalze gekennzeichnet sind. Unter diesen Umständen geht die Pflanze in die Folgeform über und die Blätter weisen nunmehr die ersten Merkmale der höheren Form auf. Das Überwiegen der organischen Substanz über die Nährsalze nimmt mit dem Eintritt des trockenen Sommerwetters zu und erreicht im Hochsommer seinen Kulminationspunkt. Hand in Hand mit diesem relativen Anwachsen der organischen Substanz geht die Verstärkung des höheren Charakters der Blätter; schließlich werden Blüten gebildet. Die stark überschüssigen organischen Stoffe im Herbst, die infolge der starken Abkühlung insbesondere nachts nicht mehr zur Bildung neuer Organe verwendet werden können, strömen zu den Samenanlagen zu und werden dort als Reservestoffe abgelagert. Die völlige Inanspruchnahme der organischen Nährstoffe durch die Samenbildung verhindert offenbar die Verwendung eines Teiles der ersteren zur Ernährung der Pflanze selbst, besonders des unterirdischen Teiles derselben, so daß schließlich die Pflanze an Erschöpfung abstirbt.

Entsprechend dieser Vorstellung von der normalen Entwicklung der Petersilie können wir die Umstände, welche zur Bildung von Abnormitäten mit Rückschlägen zur Jugendform (wie z. B. das eingangs

erwähnte Individuum) führen, im großen und ganzen etwa folgendermaßen verstehen: Es ist erstens möglich, daß die Pflanze schon beim Eintritt in das 2. Lebensjahr nicht mit dem üblichen Überschuß an organischen Reservestoffen übergeht, was entweder infolge Blattverlustes, oder infolge von ungenügendem Licht bzw. von zu starker Nährsalzzufuhr durch große Bodenfeuchtigkeit im Sommer, oder von beiden zugleich der Fall sein kann. Geht dann die Pflanze zu Anfang des 2. Jahres in die Folgeform über, so kann der Fall eintreten, daß die organischen Reservestoffe frühzeitig erschöpft werden, und zwar bevor die äußeren Bedingungen an und für sich befähigt sind, ein Überwiegen der organischen Substanz über die Nährsalze herbeizuführen. Auf diese Weise tritt eine Stockung in der Entwicklung der Folgeform ein und es entstehen Rückschläge zur Jugendform. Ist dann im Sommer durch das Zustandekommen der für das Überwiegen der organischen Substanz maßgebenden Bedingungen die Störung beseitigt, so kann die Pflanze wieder in die Folgeform übergehen. Die zweite Möglichkeit besteht darin, daß zwar die Pflanze nach normaler Entwicklung im 1. Lebensjahre mit den üblichen Reservestoffmengen in das 2. Lebensjahr übergeht, aber in diesem letzteren die Bedingungen für die Aufrechterhaltung und Verstärkung des Übergewichts der organischen Substanz über die Nährsalze fehlen, was auch hier sowohl infolge Blattverlustes, wie infolge geringer Lichtintensität und ungewöhnlich hoher Bodenfeuchtigkeit der Fall sein kann. — In der Natur sind wohl meistens die während der beiden Entwicklungsjahre wirksamen äußeren Faktoren für den abnormen Wuchs verantwortlich: Diejenigen Individuen, welche aus irgendeinem Grund im 1. Entwicklungsjahre ungenügende Mengen von Nährstoffen aufgespeichert haben, sind der ungenügenden Intensität der für die Folgeform günstigen Bedingungen gegenüber am meisten empfindlich und fallen ihr am leichtesten zum Opfer.

Zum Schluß sei noch die Frage kurz berührt, ob auf Grund unserer Auffassung die Heterophyllie unbedingt mit der Blühreife gleichen Schritt halten muß, oder ob eine heterophylle Pflanze auch ohne aus der Jugendform herauszutreten bzw. ohne die endgültige höhere Form zu erreichen zur Blütenbildung schreiten kann. Wir haben oben angenommen, daß die verschiedenen Blattformen und schließlich auch die Blütenbildung dem jeweiligen Verhältnis der organischen Substanz zu den Nährsalzen entsprechen. In der Natur finden meist die Veränderungen in dem Verhältnis der besagten Stoffgruppen nur allmählich statt, so daß das für die Blütenbildung maßgebende Verhältnis erst nach dem Zustandekommen der Zwischenstadien, welche

die höheren Blattformen bedingen, auftreten kann. Theoretisch ist es aber nicht ausgeschlossen, daß durch besondere Umstände derartige Umwälzungen in den inneren Bedingungen herbeigeführt werden können, daß in dem Vegetationspunkt einer im Jugendstadium befindlichen Pflanze plötzlich und ohne vermittelnde Übergänge das hochgradige Überwiegen der organischen Substanz über die Nährsalze, welches für die Blütenbildung und nur für diese maßgebend ist, zustandegebracht wird. Aber auch ohne derartige außergewöhnliche Umwälzungen der inneren Bedingungen ist eine Blütenbildung vor der Ausbildung der Endform der Folgeblätter denkbar, so z. B. wenn der normale Verlauf der Vegetationsperiode jähe Wechsel aufweist, die zur plötzlichen Herbeiführung der für die Blütenbildung maßgebenden inneren Bedingungen führt und zwar zu einer Zeit, wo die vollständige Entfaltung der üblichen Blattformreihe noch nicht erreicht worden war. Unsere Auffassung läßt also theoretisch die Möglichkeit der Blütenbildung innerhalb des Jugendstadiums zu. Bei der Petersilie gelang es mir nicht, solche Formen zu erzielen. Ein in dieser Hinsicht sehr bemerkenswerter Fall wurde von Goebel[1]) bei Campanula rotundifolia beobachtet. Im übrigen sei auf das bekannte Werk von Diels[2]) verwiesen.

1) Flora 1905, Bd. XCV, S. 232—234.

2) Jugendformen und Blütenreife im Pflanzenreich. Berlin 1906.

Die Beziehungen des Kernkörperchens zu den Chromosomen und Spindelfasern.

Von P. N. Schürhoff.

(Mit 3 Abbildungen im Text.)

Über die Bedeutung des Kernkörperchens haben die Ansichten häufig gewechselt. Ausführlich wurde das Verhalten des Kernkörperchens bei der Kernteilung zuerst von Zimmermann[1]) untersucht, der darauf aufmerksam machte, daß bei der Karyokinese häufig extranukleare Nukleolen auftreten. Er war der Meinung, daß die Kernkörperchen nicht bei jeder Teilung neugebildet würden, sondern sich stets voneinander ableiteten, so daß er glaubte den Satz aussprechen zu dürfen: Omnis nucleolus e nucleolo.

In seiner „Morphologie und Physiologie des pflanzlichen Zellkerns"[3]) kommt derselbe Autor zu dem Ergebnis, daß dieser Satz wahrscheinlich keine allgemeine Gültigkeit habe. Er erwähnt dort bereits die verschiedenen Ansichten über die Beziehungen des Kernkörperchens zu den Chromosomen, der achromatischen Kernfigur, den Centrosomen und der Membranbildung. Von diesen Ansichten kommen für uns nur noch die Anschauungen über die Beziehungen zu den Chromosomen und zu der achromatischen Kernfigur in Betracht. Für den Zusammenhang der letzteren mit den Kernkörperchen trat damals Strasburger auf Grund seiner Untersuchungen an den Pollenmutterzellen von Larix europaea ein; über die Angaben, daß die Nukleolen zur Bildung der Chromosomen verwendet würden, äußert sich Zimmermann folgendermaßen:

„Daß die Substanz der Nukleolen bei der Bildung der Chromosomen Verwendung finden sollte, wurde von Went zunächst damit begründet, daß er in verschiedenen Fällen beobachten konnte, daß die Nukleolen oder die Zerfallsprodukte derselben während des Knäuelstadiums dem Kernfaden anliegen, und daß stellenweise nach dem Verschwinden derselben an dem sonst sehr gleichmäßig dicken Kernfaden lokalisierte Anschwellungen vorhanden waren. Ein Anschmiegen der Chromosomen an die Nukleolen wurde speziell für die Embryosack-

1) Zimmermann, Über das Verhalten der Nukleolen während der Karyokinese. Beitr. z. Morph. u. Phys. d. Pflanzenzelle, 1893, Bd. II, Heft 1.

2) Zimmermann, Jena 1896.

kerne der Amaryllideen neuerdings auch von Strasburger angegeben. Ferner konnte Farmer bei verschiedenen Lebermoosen, speziell in den Sporenmutterzellen von Fossombronia beobachten, daß die Teilstücke der Nukleolen mit den Chromosomen in Berührung treten.

Einige ähnliche Beobachtungen wurden ferner auch bei tierischen Zellen gemacht. So beobachtete O. Hertwig, daß bei Ascaris Zerfallprodukte der Nukleolen zunächst dem Kernfaden aufgelagert und schließlich ganz von demselben umschlossen wurden. Das gleiche konnte F. Reinke an den Kernen der Mäusemilz feststellen."

„Schließlich sei noch erwähnt, daß ich (Zimmermann) neuerdings an den Kernteilungsfiguren des Embryosack-Wandbelags von Lilium Martagon nach Fixierung mit Chromsäure und Platinchlorid und Färbung mit Fuchsin und Jodgrün in den Endstadien des Spirems beobachten konnte, daß einzelne rote Kugeln, die außerdem auch in großer Zahl in der Umgebung der betreffenden Kerne zu beobachten waren, den violett gefärbten Chromosomen teils seitlich ansaßen, teils auch ganz von denselben aufgenommen waren, so daß sie kleine Auftreibungen an denselben bildeten."

„Derartige Beobachtungen sprechen natürlich sehr dafür, daß Zerfallsprodukte der Nukleolen direkt von den Chromosomen aufgenommen werden, und es wäre jedenfalls wünschenswert, daß einmal mit Hilfe geeigneter Präparationsmethoden die Verbreitung derartiger Erscheinungen festgestellt würde."

„Außerdem wäre nun aber sehr wohl möglich, daß gelöste Nukleolarsubstanz von dem Kernfaden aufgenommen wird und es läßt sich in der Tat das bereits besprochene tinktionelle Verhalten der Chromosomen zugunsten dieser Annahme anführen. Natürlich müßte aber dann die Änderung in dem tinktionellen Verhalten der Chromosomen stets mit dem Verschwinden der Nukleolen oder wenigstens mit einer Abnahme derselben zeitlich zusammenfallen. In der Tat wird denn auch von Went und Farmer u. a. angegeben, daß ein zeitliches Zusammentreffen der beiden genannten Erscheinungen in manchen Fällen nachweisbar ist."

Über die Ansichten von der Bedeutung des Kernkörperchens berichtet im Jahre 1904 Körnicke[1]): „Die Nukleolen in den Kernen der höheren Pflanzen sind verschieden von denjenigen der niederen. Aus denen der niederen gehen direkt Chromosomen hervor oder ihr Material wird bei der Chromosomenbildung verwandt (Mottier,

1) Körnicke, Der heutige Stand der pflanzlichen Zellforschung. Ber. d. D. Bot. Ges. 1903.

Chamberlain). Die der höheren liefern nach Strasburger das Material zur Bildung der kinoplasmatischen Zellbestandteile. Allerdings mehren sich die Angaben, daß auch sie sich an der Chromosomenbildung beteiligen (Gardner, Duggar, Wager, Coker), eine Anschauung, die auf zoologischem Gebiete von Hertwig besonders vertreten wird. Vielleicht haben wir, worauf die neueren Literaturangaben hinweisen, in dem Nukleolus einen Reservestoffkörper vor uns, welcher je nach Bedarf sowohl Kinoplasma- wie Kernfadenmaterial liefert."

Hiernach stand also Strasburger auf dem Standpunkte, daß das Material der Nukleolen der höheren Pflanzen ausschließlich zur Spindelbildung benutzt wird.

Bei den Algen ist nach einheitlicher Auffassung der Nukleolus der Träger der Chromatinsubstanz. Nach Golenkin gehen aber auch bei den Moosen die Chromosomen aus den Kernkörperchen hervor. Zu diesen Angaben paßt auch gut die im freien Zytoplasma erfolgende Spindelbildung bei Selaginella. Hier rückt nach Denke der Kern vor Beginn der Spindelbildung in die Nähe der Wand. In der neben ihm liegenden Zytoplasmapartie treten Kinoplasmafäden auf, die zunächst wirr durcheinander verlaufen, sich alsbald aber zu einer kleinen bipolaren Spindel mit wohlausgebildeten Polen anordnen. Die Spindel nimmt an Größe zu, bis ihre Pole fast die Peripherie der Zelle erreichen; von den Polen nach der Kernwand werden nunmehr feine Kinoplasmafasern ausgesandt, die sich dort festsetzen, sich verkürzen und den Kern so in die Spindel hineinziehen. Erst nachdem der Kern vollständig in die Spindel hineingezogen ist, löst sich die Kernwand auf, von den Polen dringen die Spindelfasern in die Kernhöhle ein[1]).

In der 2 Tage vor seinem Tode abgesandten Niederschrift zur „Pflanzliche Zellen- und Gewebelehre"[2]), die wir also als die letzte Wiedergabe des Standpunktes dieses Forschers auch in bezug auf diese Frage ansehen können, gibt Strasburger seiner Anschauung folgenden Ausdruck: „Hierauf verschwinden im Kerninnern die Kernkörperchen, die zwar schon vorher an Substanz eingebüßt hatten, weil sie zur Ernährung der Chromosomen beitrugen, im übrigen aber noch fortbestanden. Zugleich löst sich die Kernwandung auf, und die Zytoplasmastrahlen wachsen, vermutlich die Substanz der geschwundenen Kernkörperchen hierzu verwendend, von den Polen aus in die Kernhöhle hinein."

1) Nach Körnicke, a. a. O.

2) „Die Kultur der Gegenwart." Leipzig und Berlin, 1913.

Hieraus sehen wir, daß Strasburger seine frühere Auffassung nicht aufrecht erhalten hat, sondern dem Kernkörperchen auch eine Rolle in der Ernährung der Chromosomen zuspricht.

Strasburger gelangte zu seinem Standpunkte vor allem auf Grund gewisser morphologischer und färberischer Eigenschaften des Kernkörperchens, während von anderer Seite die Frage durch die Erforschung des chemischen Verhaltens zu klären versucht wurde. So u. a. von Němec[1]), der feststellen konnte, daß sich das Kernkörperchen chemisch sowohl anders verhält, wie die Chromosomen, als auch wie die Spindelfasern. Daß hieraus keine entscheidende Beurteilung herzuleiten ist, ergibt sich z. B. auch daraus, daß die Chromatinkörnchen chemisch sich anders verhalten wie die Chromosomen.

Da das Kernkörperchen keinen unveränderlichen Bestandteil des Kerns darstellt, wie vor allem aus seiner Auflösung bei der Kernteilung hervorgeht, so können chemische Untersuchungen nur feststellen, zu welcher Gruppe von Eiweißkörpern er während der Ruheperiode des Kerns gehört. Darüber, was er während der Mitose darstellt, oder wozu seine Substanz verwendet wird, werden uns chemische Untersuchungen keine Auskunft geben. Ebenso wie uns z. B. die chemische Formel der Stärkekörner keinen unmittelbaren Aufschluß über die jeweilige Verwendung des in ihnen niedergelegten Reservematerials gibt.

Das färberische Verhalten ist ebensowenig ausschlaggebend, denn es stellt nur eine Abart der mikrochemischen Untersuchung dar. Es ist allerdings nicht zu entbehren, da es uns über das Vorhandensein des Kernkörperchens und das gleichzeitige oder nachfolgende Auftreten jener Strukturen unterrichtet, an deren Zustandekommen das Kernkörperchen Teil haben soll. Insofern ist also das färberische Verhalten nur ein Hilfsmittel der morphologischen Untersuchung. Diese ist imstande, uns die besten Untersuchungsergebnisse zu liefern.

Um einen genauen Einblick in das Verhalten des Kernkörperchens während der Kernteilung zu bekommen, halten wir uns am besten an die großen Kerne der Liliazeen und zwar hier wiederum wegen der besonderen Deutlichkeit der Kernbilder an die haploide Generation. Da wir in wesentlicher Weise auch das Zytoplasma zu berücksichtigen haben, so werden wir zweckmäßig die Entwicklungsstadien des Embryosackes zur Untersuchung heranziehen. Derartige Untersuchungen sind in überaus großer Anzahl von ersten Forschern gerade an diesem Material angestellt, so daß die zur Beobachtung gelangenden Bilder

1) Němec, Das Problem der Befruchtungsvorgänge, 1910.

in zahlreichen Abhandlungen niedergelegt sind; es erübrigte sich daher im allgemeinen für die vorliegende Besprechung ein besonderes Abbildungsmaterial vorzulegen.

Im Werdegang einer jeden Pflanze tritt ein Augenblick ein, in dem an den Chromatinvorrat außerordentliche Ansprüche gestellt werden; es ist dies der Übergang von der diploiden zur haploiden Generation. Die haploide Generation zeichnet sich durch wesentlich größere Chromosomen aus, als wie sie der diploiden zukommen, und trotz der Verminderung der Anzahl der Chromosomen ist die Chromatinsubstanz in weit größerer Menge in der haploiden Generation vertreten.

Die außerordentliche Zunahme des Chromatins ist zuerst in der Diakinese festzustellen, also vor Beginn der Reduktionsteilung. Nun finden wir gewissermaßen als Beginn der Prophase dieser Teilung das Stadium der Synapsis; vor der Synapsis ist keine wesentliche Zunahme des Chromatins zu bemerken, der Kern hat zwar schon die dem Synapsisstadium entsprechende Größe, und das in der Einzahl oder Mehrzahl vorhandene große Kernkörperchen zeigt bereits an, daß Material für erhöhte Ansprüche an Kernsubstanz bereitgestellt ist.

Das Stadium der Synapsis ist nun dadurch ausgezeichnet, daß sich die Gesamtheit aller fädigen Elemente des Kerns dem Kernkörperchen anlegt. Wenn wir hier von den verschiedenen Theorien, die sich auf die Wechselwirkung der einzelnen Chromosomen beziehen, absehen wollen, so läßt sich andererseits nicht in Abrede stellen, daß es in diesem Stadium zu lebhaften Beziehungen der künftigen Chromosomen zu dem Kernkörperchen kommt. Jedenfalls besitzt das Stadium der Synapsis, von sonstigen Wechselwirkungen abgesehen, auch eine wesentliche ernährungsphysiologische Rolle, indem nämlich während dieser Zeit die Chromosomen dem Kernkörperchen Substanz zu ihrer Vergrößerung entnehmen. Auch die Intensität der Färbung läßt darauf schließen, daß wir in der Diakinese einen wesentlich substanzärmeren Nukleolus vor uns haben als in der Synapsis.

Wenn nun auch der Einwand erhoben werden könnte, daß die Existenzberechtigung des Kernkörperchens etwa zur Zeit der Diakinese nicht mehr gegeben wäre, ist dem entgegenzuhalten, daß die Pflanze in der Beschaffung von Reservematerial nach Möglichkeit über den Bedarf des unbedingt Notwendigen hinausgeht. Da aber die haploide Generation für die höheren Pflanzen eine Vorbedingung für die Erhaltung der Art ist, so erscheint es nicht verwunderlich, wenn in reichlicher Menge die notwendige Substanz für die Bildung der Chromosomen bereitgestellt wird.

Andererseits überrascht uns das Auftreten extranuklearer Nukleolen bei der Reduktionsteilung nicht mehr, denn der Bedarf der Chromosomen an Chromatinsubstanz ist jetzt befriedigt und das überflüssige Reservematerial kann wieder in das Zytoplasma zur weiteren Verwertung ausgestoßen werden. Wir sehen infolgedessen diese extranuklearen Nukleolen auch nach der Telophase der Teilungen im Embryosack bestehen bleiben, eben aus dem Grunde, weil sie nicht mehr zur Vermehrung der Chromatinsubstanz benötigt werden.

Noch einen anderen Schluß können wir aus dem Verhalten der extranuklearen Nukleolen ziehen, nämlich daß die Nukleolarsubstanz nicht in Lösung durch die Kernwand hinausdiffundiert. Die extranuklearen Nukleolen bilden sich bei der Auflösung der Kernwand aus dem Kernkörperchen und zeigen durch ihr längeres Fortbestehen im Zytoplasma an, daß sie einer Umwandlung in zytoplasmatische Bestandteile einen erheblichen Widerstand entgegensetzen. Würde die Nukleolarsubstanz zur Bildung kinoplasmatischer Gebilde, z. B. der Spindelfasern, verwandt, so müßte eine Umwandlung der Kernkörperchen in Kinoplasma ohne Zögern erfolgen, da wir ja bei der Spindelbildung es auch nicht mit einer sehr langsamen Umwandlung von einzelnen organisierten Nukleolarkörperchen in Fasersubstanz zu tun haben, sondern die Spindelbildung in kürzester Zeit zur Ausbildung kommt.

Als besonders geeignetes „klassisches" Objekt erweist sich für unsere Betrachtungen Lilium Martagon. Die Embryosackmutterzelle enthält einen oder mehrere Kernkörperchen; während der Synapsis findet sich jedoch fast stets nur ein einziges vor; bei der Diakinese treten jedoch häufig wieder mehrere Nukleolen auf. Die Farbstoffspeicherung bei der Färbung mit Anilinfarben nimmt vom Stadium der Synapsis beginnend allmählich mehr und mehr ab, so daß es den Eindruck macht, als ob das Kernkörperchen inhaltsärmer würde. Bei Färbung mit Safranin-Wasserblau werden die Kernkörperchen vom Stadium der Synapsis an meistens rein blau im Gegensatz zu den leuchtend roten Chromosomen gefärbt. Es spielt sich also der Vorgang der Zunahme der Chromosomen gleichzeitig mit der Abnahme der Substanz des Kernkörperchens ab. Zu beachten ist, daß während dieser Zeit die Kernmembran intakt bleibt, so daß ein Austreten der Nukleolarsubstanz nicht anzunehmen ist; allerdings beobachten wir im Stadium der Synapsis regelmäßig, daß das Kernkörperchen der Kernwand direkt anliegt, so daß während dieses Stadiums ein Auftreten von Nukleolarsubstanz nicht ausgeschlossen wäre, doch finden sich im umgebenden Zytoplasma keine Anzeichen für eine derartige Abgabe von Substanz.

Es treten weder in der Umgebung des Kernkörperchens zu dieser Zeit regelmäßig extranukleare Nukleolen auf, noch findet sich hier eine Anhäufung oder Verdichtung der fädigen Zytoplasmastruktur.

Dagegen treten im Stadium der Entwirrung des synaptischen Knäuels im Zytoplasma derbe Fasern in sehr großer Menge auf, so daß fast das gesamte Zytoplasma hierfür verbraucht zu sein scheint; diese Fasern gehen allmählich wieder zuück und sind während der Diakinese wieder verschwunden. Beziehungen zwischen Bildung und Verschwinden dieser Fasern und dem Verhalten des Nukleolus sind nicht aufzufinden.

Diese Strukturänderungen des Zytoplasma sind wiederholt beschrieben worden: „Neben der wie gewöhnlich netzwabigen Struktur, schreibt Mottier, kann man dann dicke Stränge oder Fäden bemerken. Sie stellen eine Art Filz oder eine dichtere Zone im Umkreis des Kerns dar; manchmal treten sie als deutliche sichtbare Massen von dicken, fast parallel verlaufenden Fäden im oberen oder unteren Ende der Zelle hervor, oder sie laufen auch wohl vom Kern in einer oder mehreren Richtungen strahlig nach außen. Auf einem wesentlich späteren Entwicklungsstadium beginnt diese zytoplasmatische Differenzierung zu verschwinden und erst zur Zeit, wo die Spindel erzeugt werden soll, treten neue faserige Strahlungen um den Kern auf. Letztere nehmen beim Dreifarbenverfahren die dem Kinoplasma zukommenden Töne an, während die faserigen Bildungen der jüngeren Zustände sich in ihrem Färbungsvermögen, nach Mottier, von den netzwabigen Teilen des Zytoplasma nicht unterscheiden[1].“ Strasburger steht unter dem Eindruck, „als wenn zwischen Nukleolarsubstanz und diesen Fibrillen eine bestimmte Beziehung bestehe und ihre Ausbildung durch diffuse Verteilung von Nukleolarsubstanz in der Grundmasse des Zytoplasma, d. h. seinem Kinoplasma bedingt werde.“ Dem ist jedoch entgegenzuhalten, daß, wie schon erwähnt, zwischen dem Kernkörperchen und dem Auftreten bzw. Verschwinden dieser Zytoplasmastrukturen keine Beziehungen nachzuweisen sind, und ein Hinausdiffundieren gelöster Nukleolarsubstanz sich mit dem Verhalten des Nukleolus und vor allem der Entstehung der extranuklearen Nukleolen nicht vereinigen läßt.

Im Stadium der Diakinese beobachtet man nun häufig, daß der Nukleolus in verschiedene kleine Nukleolen zerfällt und während des

---

1) Strasburger, Chromosomenzahlen usw. Jahrb. f. wiss. Bot. 1908, Bd. XLV, pag. 4.

Eindringens und der Bildung der Spindelfasern findet man in dem ursprünglichen Kernraum eine große Anzahl kleiner Körperchen, die als die Reste der Nukleolen anzusprechen sind.

Fassen wir aus diesen Vorgängen die in Betracht kommenden Punkte kurz zusammen, so ergibt sich:

Die Zunahme der Chromosomensubstanz erfolgt gleichzeitig mit der Abnahme der Nukleolarsubstanz.

Fädige Differenzierungen im Zytoplasma während der Prophase treten auf und verschwinden wieder ohne Beziehung zum Kernkörperchen.

Bei der Spindelbildung finden sich die Reste des Kernkörperchens in sehr kleine Nukleolen zerfallen vor, ohne daß sich zwischen Ausbildung der Spindel und Menge an Nukleolarsubstanz Beziehungen ergeben.

Ein weiteres Beispiel für das vom Nukleolus unabhängige Entstehen zytoplasmatischer, wohl ausgebildeter Fasern bilden die Fadenapparate der Synergiden. Während die Bildung der Spindelfasern bei der Mitose einigermaßen im umgekehrten Verhältnis zur Ausbildung des Nukleolus steht, sehen wir den Fadenapparat der Synergiden erst nach völliger Rekonstruktion der Synergidenkerne zur Ausbildung gelangen und wir können jedenfalls sagen, daß keine Beziehungen zwischen Nukleolus und Fadenapparat nachzuweisen sind. Hierbei ist besonders zu betonen, daß der Fadenapparat der Synergiden morphologisch den Spindelfasern sehr nahe steht.

Über die Rolle des Kernkörperchens gewinnen wir ferner ein Urteil aus dem Verhalten der Kerne bei der Befruchtung. Nach Strasburger[1]) wird ein Drittel der Substanz des Spermakerns nach seiner Vereinigung mit dem Eikern zur Bildung eines Kernkörperchens verwendet. Da nun Strasburger dafür eintritt, daß bei der Befruchtung kein männliches Zytoplasma für die Eizelle verwendet wird, so muß dieses Kernkörperchen ausschließlich dem Chromatinbestand des generativen Kerns entstammen. Denn die generativen Kerne enthalten nur das Material der Chromosomen, da nach der Teilung im Pollenschlauch die sehr reduzierte Spindel im Zytoplasma aufgelöst wird, ohne daß ein nachweisbarer Rest davon zurückbleibt; hingegen bleiben die Chromosomen noch längere Zeit als solche erhalten, ohne sich mit einer Kernmembran zu umgeben; es wird aber auch kein

---

1) Strasburger, Pflanzl. Zellen- und Gewebelehre, s. a. o.

Kernkörperchen angelegt, so daß also die Spermakerne nur dem Chromatinbestand entsprechen. Auch die Angabe, daß ein Drittel der Substanz des Spermakerns, also der Chromosomensubstanz dieses Kerns, in dem neugebildeten Kernkörperchen wiedererscheinen, stimmt zu unseren Beobachtungen, daß auch in anderen Kernen, z. B. der haploiden Generation von Lilium Martagon, die Chromatinsubstanz in den ausgebildeten Chromosomen sich etwa wie 2 : 1 zur Nukleolarsubstanz des ruhenden Kerns verhält.

Wollten wir jedoch annehmen, daß im Eikernnukleolus von den vorhergehenden Teilungen weibliche Substanz für die Spindelfasern aufgespeichert wäre, so würde sich daraus ergeben, daß der Nukleolus der höheren Pflanzen aus männlicher plus weiblicher Chromosomensubstanz und rein weiblicher Spindelfasersubstanz bestände; bei der Entstehung der haploiden männlichen Generation würde also der Nukleolus das Material für die männlichen Chromosomen und dazugehörige weibliche Spindelfasern enthalten. Bei einer derartigen Schlußfolgerung müssen wir notwendigerweise auch die Voraussetzungen dazu ablehnen.

Von Wichtigkeit ist weiterhin auch das Verhalten des Kernkörperchens in solchen Fällen, in denen der Kern auf weitere Teilungen verzichtet hat, wo also eine Spindelbildung überhaupt nicht mehr in Frage kommt; hier müßte eine entsprechende Verminderung der Nukleolarsubstanz zu beobachten sein. Aber derartiges ist nicht nachzuweisen. Es kämen da z. B. die Kerne von einzelligen Haaren, die sich also niemals mehr teilen, in Betracht, ein Material, an dem u. a. Laibach[1]) seine Studien angestellt hat. An den Abbildungen dieses Autors ist aber eine wesentliche Reduktion der Nukleolarsubstanz nicht zu beobachten, obwohl gerade die dort gezeichneten Kerne ihren Chromatinvorrat nur zum Teil an das Kernkörperchen abgegeben haben; im Gegenteil ist zu bemerken, daß der Nukleolus in manchen dieser Kerne sehr groß, ja in Fig. 20 sogar außergewöhnlich groß ist.

Ganz besonders bemerkenswert sind jedoch in dieser Beziehung die Amitosen; ich will hier nur auf die in den Internodialzellen der Charazeen beobachteten und die von mir[2]) im Endosperm bei Ranunculus beschriebenen eingehen, da viele bisher als Amitosen bezeichneten Kernbilder sich als nicht unter den Begriff der Amitose fallend herausgestellt haben.

---

1) Laibach, Zur Frage nach der Individualität der Chromosomen im Pflanzenreich. Dissertation, Bonn 1907.

2) Schürhoff, Amitosen von Riesenkernen im Endosperm von Ranunculus acer (Jahrb. f. wiss. Bot. 1915).

Über die Nukleolen der Kerne der Internodialzellen der Charazeen schreibt Strasburger: „Bei Nitella syncarpa fällt ein solcher Vorgang (Wanderung der Nukleolen an die Peripherie des Kerns) nicht als typisch auf, vielmehr nur eine bedeutende Vermehrung der Nukleolen, die zugleich unregelmäßige vielfach gestreckte Formen annehmen und deren Tinktionsfähigkeit wächst .... Reichtum an Nukleolen, Dichte des Gerüstwerkes und dessen verhältnismäßig starke Färbung bleiben die charakteristischen Kennzeichen der sich amitotisch vermehrenden Charazeenkerne [1]).“

Auch die sich amitotisch teilenden Riesenkerne im Endosperm von Ranunculus acer haben zahlreiche große Nukleolen, die ich folgendermaßen beschrieben habe: „Die Nukleolen der Riesenkerne sind stets in der Mehrzahl in jedem Kern vertreten. Bei stark differenzierten Färbungen mit Eisenhämatoxylin erhält man eine fast isolierte Färbung der Nukleolen. An solchen Präparaten läßt sich leicht feststellen, daß die größeren Nukleolen sich in Teilung befinden. Entweder finden wir hantelförmige Bilder oder die Nukleolen zeigen ähnliche Figuren, wie die Amitosen der Riesenkerne.“

Der Reichtum an Nukleolarsubstanz bei den sich amitotisch teilenden Kernen steht im umgekehrten Verhältnis zu dem Gehalt der Kerne an nachweisbarer Chromatinsubstanz, also ist hier wiederum ein Beweis, daß enge Beziehungen zwischen Nukleolar- und Chromatinsubstanz bestehen. Durch Behandlung mit rauchender Salzsäure konnte Strasburger aus den Nitellakernen das Chromatin entfernen: „Das Linin des Gerüstwerkes ruhender Kerne war erhalten, so auch die Nukleolen. Zugleich konnte festgestellt werden, daß das Gerüstwerk der amitotischen Kerne keine merkliche Veränderung erfahren hatte, ebensowenig wie deren Nukleolen. Daraus konnte ich den für meine Aufgabe zunächst genügenden Schluß ziehen, daß in den zur Amitose übergehenden Kernen die Substanz, die man hergebrachterweise als Linin bezeichnet, dauernd zunimmt; und so auch die Nukleolarsubstanz, nicht aber das Chromatin. Die im Vergleich zu den mitotischen Kernen stärkere Tingierbarkeit des Gerüsts der amitotischen Kerne, die sich auch nach der geschilderten Salzsäurebehandlung erhält, dürfte somit auf einer Imprägnierung des Gerüsts dieser Kerne mit Nukleolarsubstanz beruhen.“

Ein weiterer Beweis für die Unabhängigkeit der Spindelfasern

1) Strasburger, Einiges über Charazeen und Amitose. Wiesner Festschrift 1908.

von den Kernkörperchen ergibt sich aus dem Verhalten der mit Chloralhydrat behandelten Kernteilungsbilder. Bekanntlich werden durch Chloralhydrat die Spindelfasern aufgelöst, so daß im Anschluß an die erfolgte Kernteilung die Zellteilung nicht durchgeführt wird; es entstehen auf diese Weise didiploide bzw. polydiploide Kerne. Diese Kerne, die also nach Zerstörung der Spindelfasern verschmolzen sind, bilden regelmäßige Nukleolen aus, und zwar kann man häufig feststellen, daß die Anzahl der Nukleolen der der verschmolzenen Kerne entspricht; doch kommt es auch öfter zu einer Verschmelzung der Nukleolen. Diese Nukleolen enthalten also jedenfalls keine Spindelfasersubstanz und doch sind diese Kerne imstande, sich in normaler Weise wieder zu teilen, wobei auch wieder normale Spindelfasern auftreten, die also auch nicht der Nukleolarsubstanz entstammen können.

Ein günstiges Objekt zur Beurteilung eines Zusammenhanges zwischen Kernkörperchen und Spindelfasern geben auch die Kerne im Endosperm ab. Es handelt sich hier bekanntlich um triploide Kerne und es ist wohl kein Zufall, daß wir in manchen Endospermen die Zahl von drei Kernkörperchen vorherrschend finden. Die Anlage der Zellwände erfolgt im Endosperm sehr spät und zwar ist hervorzuheben, daß die Spindelfasern zur Anlage der Membranen frisch angelegt werden. Nun haben sich die Kerne vorher vollkommen ausgebildet und es läßt sich feststellen, daß die Nukleolarsubstanz während der Ausbildung der Spindelfasern für die Membranbildung nicht verringert wird. Hieraus ergibt sich, daß der Phragmoplast unabhängig von den Nukleolen gebildet wird, daß er somit rein zytoplasmatischen Ursprungs ist.

Dies letzte Beispiel zeigt die zeitliche Unabhängigkeit der Zellwandbildung von der reinen Kernteilung in ausgesprochenem Maße; in ähnlicher Weise, wenn auch nicht so auffällig, läßt sich dieser Vorgang an weitlumigen Zellen beobachten, z. B. wenn ältere Parenchymzellen zur Teilung schreiten, wie dies u. a. bei der Bildung des Wundperiderms der Fall ist. Es bleibt unter diesen Umständen den Tochterkernen hinreichend Zeit zur Rekonstruktion, während die Anlage der Zellwand peripher weiter fortschreitet; wir können dann auch feststellen, daß die Tochterkerne bereits vollkommen den Typus des ruhenden Kerns erreicht haben, während die Zellwandbildung noch nicht beendet ist. Die endgültige Fertigstellung der Zellwand und damit das Verschwinden des Phragmoplasten hat auf die Kernkörperchen keine Wirkung mehr. Überhaupt stehen die Tochterkerne mit den Phragmoplasten in den älteren Stadien der Zellwandbildung nur in sehr geringer Verbindung, so daß eine Wanderung der Substanzmasse der Phragmoplasten

nach den Tochterkernen nicht anzunehmen ist; jedenfalls würden sich sonst hierfür morphologische Anzeichen finden lassen. Man kann sich ferner leicht überzeugen, daß die Masse der Spindelfasern bei der Zellwandbildung in weitlumigen Zellen andauernd zunimmt, während die Rückbildung der Tochterkerne und die Rekonstruktion der Nukleolen fortschreitet. Es läßt sich z. B. leicht durch Messen an den bisher veröffentlichten Bildern, die also jedenfalls in dieser Beziehung vollkommen objektiv sind, feststellen, daß der Inhalt der tonnenförmigen Spindelfasern nicht halb so groß ist, wie das Volumen der bei großlumigen Zellen gebildeten Spindelfaserkränze bei derselben Pflanze. Wir sehen also, daß sich die Substanz der Spindelfasern fortwährend vermehrt, während die Nukleolen in den Tochterzellen ausgebildet werden und ihre definitive Größe bekommen. Andererseits müßte mit der Beendigung der Zellwandbildung in weitlumigen Zellen eine plötzliche Vermehrung der Nukleolarsubstanz einsetzen, die der Spindelfasermasse in gewissen Grenzen äquivalent wäre. Es läßt sich aber feststellen, daß die Ausbildung der Nukleolen mit dem Verschwinden der Spindelfasern in embryonalen Zellen und mit dem Fortbestehen bzw. der Zunahme derselben in älteren Parenchymzellen in keiner Beziehung steht.

Daß aber die Beziehungen zwischen Kernkörperchen und Chromosomen sich nicht nur durch das reziproke Verhältnis ihrer Substanzmasse dokumentieren, sondern auch der unmittelbaren Beobachtung zugängig sind, dafür gelang es mir ein typisches Beispiel in den Kernen der Konnektive von Arum maculatum aufzufinden. Während die Pollenkörner in den Pollensäcken bereits ihr zweikerniges Stadium erreicht haben, und die Kerne des Periplasmodiums sich auflösen, kommt es in den Kernen des Konnektivs zu einer Aussonderung der Chromosomen, ohne daß jedoch die Kernwand aufgelöst wird, oder daß sich Spindelfasern im umgebenden Zytoplasma bilden. Es finden auch keine vereinzelten Teilungen während dieser Zeit im Konnektiv statt. Hier ist nun in deutlichster Weise zu beobachten, daß mit der Erhöhung der Färbbarkeit der Chromatinkomplexe eine Verminderung des Inhaltes des oder der Kernkörperchen Hand in Hand geht. Bei der von mir angewandten Doppelfärbung Safranin-Wasserblau findet man zuerst das Kernkörperchen intensiv rot gefärbt, während das Kernretikulum blau mit violetten Körnchen erscheint; je mehr sich aber das Chromatin zu den einzelnen Chromosomen konzentriert und dabei eine rote Färbung annimmt, um so mehr geht die Farbe des Kernkörperchens, das in diesem Stadium stets eine Vakuole zeigt, in ein zartes Violett über, bis es

endlich kaum noch sichtbar blaugrau gefärbt erscheint (Fig. 2). Eine Vakuole läßt sich nicht mehr erkennen, hingegen sind die Chromosomen jetzt leuchtend rot gefärbt.

In diesen Präparaten ließ sich ferner ein direkter Zusammenhang zwischen Kernkörperchen und Chromosomen beobachten. Das Kernkörperchen zeigt sich nach den ihm zunächst liegenden Chromosomen hin in spitze Vorsprünge ausgezogen, die mit den Chromosomen durch direkte Fortsätze verbunden sind. Zuerst sind die Kernkörperchen stärker gefärbt als die Chromosomen (Fig. 3) und zeigen nur eine kleine Vakuole; in späteren Stadien (Fig. 1) vergrößert sich die Vakuole und

Fig. 1—3. Arum maculatum. Kerne aus dem Konnektiv. *N* Kernkörperchen. Vergr. 1400fach.

die Chromosomen erscheinen stärker gefärbt als das Kernkörperchen. Die Färbung des Kernkörperchens, das in Fig. 1 dargestellt ist, war in der Mitte matt rötlich; diese Vakuole war von einem kräftigen roten Ring umzogen, der an der Peripherie des Kernkörperchens in ein mattes Blauviolett überging. Die Verbindungsfäden mit den Chromosomen waren rötlich-violett und die Chromosomen ebenfalls rötlich-violett. Die Fig. 2 stellt einen Kern dar, in dem die Chromosomen intensiv gefärbt sind, während das runde Kernkörperchen kaum noch zu erkennen ist. Jedenfalls ist es einleuchtend, daß dies Kernkörperchen keinen Reservebestand für Spindelfasern mehr enthält und es kann sich aus dem Verhalten des Kernkörperchens in diesen Kernen nur der Schluß ergeben, daß die ganze Substanz des Kernkörperchens bei der Aussonderung der Chromosomen verbraucht wurde. Auch ist klar, daß die direkte Verbindung zwischen Kernkörperchen und Chromosomen, wie sich aus der Form des Kernkörperchens und seinem färberischen Verhalten ergibt, dazu dient, um die Substanz des Kernkörperchens unmittelbar an die Chromosomen abzugeben.

Diese Bilder von Arum maculatum decken sich dem Wesen nach

ganz mit den Abbildungen, die Moll[1]) von den Kernen von Spirogyra crassa gibt, wo auch die einzelnen Chromosomen mit dem an dieser Stelle zugespitzten Nucleolus in Verbindung stehen.

Daß sich andererseits die Substanz der Spindelfasern bzw. des fädig differenzierten Kinoplasma auch in „extranuklearen Nukleolen", welcher Ausdruck mir hierfür jedoch völlig unzutreffend erscheint, verwandeln kann, dafür lassen sich verschiedene Beispiele bringen. Im besonderen finden wir derartige individualisierte Reservestoffkörper bei der Keimung des Pollenkorns; die generative Zelle zeigt z. B. bei den Liliaceen sich wie die kinoplasmatischen Bestandteile der Zellen gefärbt. „Schon vor, besonders deutlich aber bei der Keimung des Pollenkorns, treten in ihrem Inneren regelmäßig rundliche, meist aber in die Länge gezogene, stäbchenförmige, in der Färbung sich wie Nukleolen verhaltende Körperchen auf und zwar oft in großer Menge. Auch Mottier fielen diese auf. Er teilt darüber folgendes mit: Im Zytoplasma der generativen Zellen können oft ein oder mehrere Körper beobachtet werden, die sich ganz wie extranukleare Nukleolen färben, was sie in der Tat auch sind[2])."

Ebenso kann man beobachten, daß bei den bekannten Chloroformierungsversuchen bei Einstellung der Kernteilung an der Stelle der Spindelfasern sich derartige organisierte Reservestoffkörper bilden: „Die Spindelfasern sind körnig fixiert, und hier und da ist dies körnige Plasma zu dichteren klumpenförmigen Massen kondensiert[3])". Mir scheinen diese Tatsachen dafür zu sprechen, daß sich das Kinoplasma in Gestalt individualisierter Reservestoffkörper in den Zellen niederschlagen kann, daß aber eine Wanderung in den Kern hinein unter solchen Umständen höchst überflüssig sein müßte.

Wir finden demnach an unseren verschiedensten Beispielen, daß die Entwicklung der Chromosomen stets mit einer Reduktion der Nukleolarsubstanz verbunden ist, und daß gleichzeitig mit der Rückbildung der Chromosomen eine Neubildung des Kernkörperchens verläuft. Auch eine direkte Abgabe der Nukleolarsubstanz an die Chromosomen läßt sich beobachten.

Zwischen dem Verhalten der Spindelfasern und dem des Kernkörperchens bestehen keine Gesetzmäßigkeiten. Daß bei der Karyokinese mit der Abnahme der Nukleolarsubstanz die Spindelfasern auf-

1) Moll, Observations on Karyokinesis in Spirogyra (Verh. d. K. Akad. d. Wetdensch. te Amsterdam. Sekt. II D. I., 1893).

2) Koernicke, Centrosomen bei Angiospermen? Flora 1906, Heft 2.

3) Němec, Das Problem der Befruchtungsvorgänge. Berlin 1910.

treten, hat keine ursächliche Bedeutung, da gleichzeitig die Chromosomen sich aussondern und die Nukleolarsubstanz aufnehmen, wie sich aus solchen Beispielen ergibt, wo sich im „ruhenden“ Kern die Chromosomen ausbilden unter gleichzeitigem Verbrauch der Nukleolarsubstanz.

Wir müssen daher annehmen, daß das Kernkörperchen einen Reservebestandteil für den Chromatinvorrat des Kerns darstellt; es ist aber ausgeschlossen, daß das Kernkörperchen zur Bildung der Spindelfasern bzw. des Phragmoplasten Verwendung findet. Wir müssen vielmehr die Spindelfasern als rein zytoplasmatische Gebilde auffassen, die ohne unmittelbare Substanzabgabe des Kerns sich jederzeit aus dem Zytoplasma differenzieren können.

Experimentelle Untersuchungen über Rußtaupilze.

Von **F. W. Neger**, Tharandt.

(Mit 31 Abbildungen im Text.)

Daß jene schwarzen Überzüge, die sich auf den Blättern vieler unserer Laubbäume (seltener auf den Nadeln der Koniferen) wie auch auf den Blättern gewisser Gewächshauspflanzen finden, nicht, wie der Laie häufig glaubt, Ablagerungen von Ruß darstellen, sondern von gewissen schwarzen Pilzen gebildet werden, ist ja einigermaßen bekannt.

Und doch würde jemand, der, nach der Natur dieser Pilze gefragt, sich Mühe geben wollte, eine bestimmte, jeden Zweifel ausschließende Antwort zu geben, in arge Verlegenheit geraten.

Ein Blick in die Herbarien unserer Museen würde ihn bald davon überzeugen, daß die Systematik dieser Pilze sehr im Argen liegt, indem nicht nur die scharfe Unterscheidung der verschiedenen, von älteren Autoren aufgestellten Gattungen und Arten auf unüberwindliche Schwierigkeiten stößt, sondern sogar die Umgrenzung des Begriffes „Rußtau" nicht ohne weiteres klar und faßbar ist.

I. Allgemeiner Teil.

1. Defintion des Begriffes Rußtau.

Wir verbinden mit dem Wort „Tau" den Begriff des „oberflächlichen, leicht abwischbaren", vgl. Honigtau, Mehltau usw. Demnach wären als Rußtau nur solche von Pilzen gebildete Überzüge zu verstehen, die rein oberflächlich entwickelt sind, und daher, ohne irgendwelche Reste zu hinterlassen, leicht abgewischt oder abgeschabt werden können. Mit anderen Worten: die Bezeichnung „Rußtau" verdienen offenbar nur solche mit schwarzem Mycel ausgestattete Pilze, die auf den lebenden Blättern und Zweigen lebender Pflanzen eine rein epiphytische Lebensweise führen, also auch nicht mit Haustorien, geschweige denn mit dem Mycel in das Innere der Pflanze eindringen. Sonach sind z. B. Meliola- und Asterina-Arten, trotz ihrer vorwiegend oberflächlichen Entwicklung — ihr ganzes Mycel verläuft oberflächlich, die Perithecien werden oberflächlich angelegt, und nur zarte Haustorien dringen in die Epidermis der Wirtpflanze ein — den Rußtaupilzen nicht zuzurechnen [1]).

---

1) Auch die die sogenannte „Schwärze" erzeugenden Pilze, die an kränkelnden Pflanzen schwärzliche Überzüge bilden, aber dabei mit ihrem Mycel in das im

Da sich die systematischen Beziehungen der Pilze zueinander — nach dem gegenwärtigen Stand unseres Wissens wenigstens — auf den morphologischen und anatomischen Aufbau der Schlauchfruchtkörper (soweit Ascomyceten in Betracht kommen) stützen, so kann der ernährungsphysiologisch begründete Begriff Rußtaupilze auch nicht dem systematischen Begriff Perisporiazeen gleich gestellt werden (was allerdings vielfach geschieht).

In der Tat finden wir in der Gruppe der Perisporiazeen Vertreter, die nur in morphologischer, nicht aber in physiologischer Hinsicht Beziehungen zu den Rußtaupilzen erkennen lassen, sei es daß sie reine Saprophyten sind und daher stets auf toten vegetabilischen Substraten, z. B. Perisporium auf Hanfseilen, vorkommen, sei es, daß sie sich als echte Schmarotzer ernähren (wie Lasiobotrys).

2. Die epiphytische Natur der Rußtaupilze.

Ein wesentliches Attribut der Rußtaupilze ist also ihre rein epiphytische Lebensweise, und wir kommen daher darauf zurück, daß der sogenannte Rußtau von sehr verschiedenen Pilzen, die systematisch in keiner Beziehung zueinander zu stehen brauchen, gebildet werden kann, nämlich von so vielen als auf einem Blatt einer höheren Pflanze die ihnen zusagenden Lebensbedingungen finden und nebeneinander wachsen können.

Wie für alle Epiphyten, so besteht auch für die epiphytischen Rußtaupilze die Gefahr, daß sie bei langandauernder Trockenheit der Luft durch Vertrocknung zugrund gehen. Damit dürfte im Zusammenhang stehen, daß sie in feuchter Nebelluft ihre üppigste Entwicklung erfahren. Am deutlichsten zeigt sich dies an der geradezu ungeheuren Ausbildung, die wir bei Antennaria scoriadea, Antennaria ericophila und Antennaria pithyophila sowie Limacinia fernandeziana beobachten.

A. scoriadea Berk. findet sich überaus häufig in dem regenreichen antarktischen Waldgebiet (Südchile), wo — wie ich (1895) beschrieb — gewisse Bäume, wie Weinmannia trichosperma, Peumus boldus Nothofagus Dombeyi u. a., über und über in den schwarzen Schleier der Conidienträger dieses Pilzes gehüllt sein können; der gleiche Pilz findet sich — ebensohäufig und auf ähnlichen Bäumen — in dem analoge Lebensbedingungen darbietenden Neuseeland. Wie mir Herr

Absterben begriffenen Gewebe der Wirtpflanze eindringen, haben mit den eigentlichen Rußtaupilzen nichts zu tun.

Prof. Diels erzählte, ist auch hier die Erscheinung so auffallend, daß selbst derjenige, der mykologischen Fragen fern steht, nicht achtlos daran vorbei gehen kann. Vgl. auch Gay, Flora de Chile, Bd. VII, 1852.

Was A. scoriadea auf dem südchilenischen Festland ist, das ist auf der Robinsoninsel Juan Fernandez (Mas a Tierra und Mas afuera) die von mir zuerst beschriebene Limacinia fernandeziana[1]), die namentlich Myrtenbäume (Myrceugenia fernandeziana) in dichte schwarze Schleier hüllt[2]).

Eine ähnlich massige Entwicklung eines Rußtaupilzes habe ich in Europa nur gelegentlich einer Reise nach Südspanien (in die Sierra de Estepona nördlich von Gibraltar) beobachtet. Es war die auf Erica arborea wachsende Antennaria ericophila Link. Die näheren Umstände, unter welchen ich diesen Pilz fand, zeigen so recht deutlich die große Abhängigkeit der vegetativen Entwicklung des Pilzes von der Luftfeuchtigkeit. In der trockenen und warmen Region der Korkeiche (200—400 m ü. M.) ist der Pilz vegetativ sehr spärlich entwickelt; dafür bildet er hier — meist an der Ansatzstelle der Blätter am Zweig — Perithecien. Je mehr sich mit zunehmender Meereshöhe die Luftfeuchtigkeit steigert, um so mehr tritt die Bildung der Perithecien in den Hintergrund, während gleichzeitig die vegetative Entwicklung eine außerordentliche Üppigkeit erkennen läßt. Bei 800 m Meereshöhe, wo das Auftreten von kleinen Moorbildungen auf dauernd kühle Temperatur und bedeutende Luftfeuchtigkeit schließen läßt, wird man vergeblich nach den Perithecien der A. ericophila suchen. Dafür aber sitzen den dickeren Ästen der Erica gewaltige, bis hühnereigroße, schwarze, kugelige Polster auf, die aus starkverfilzten Torula-ähnlichen dicken Myzelfäden bestehen und an deren Oberfläche die schneckenfühlerähnlichen Conidienträger in dichten Rasen stehen. Bei Nebel

---

1) Nach Johow (1896) hat der Pilz in den Wäldern von Juan Fernandez großen Schaden angerichtet, offenbar dadurch, daß die Blätter infolge des Lichtentzuges durch den Pilz in großer Menge abgestorben sind. Johow sagt darüber folgendes: Alle tiefen Teile der Schluchten, welche an die Meeresküste ausmünden, haben fast ihre ganze Baumvegetation eingebüßt. Am meisten leiden unter den Wirkungen des Pilzes Xanthoxylum mayu, Myrceugenia Fernandeziana (auf Mas a Tierra) und M. Schulzii (auf Mas afuera), etwas weniger Drimys Winteri, Psychotria pyrifolia, Rhaphithamnus longiflorus, Boehmeria excelsa u. a.

2) Andere besonders mächtige Decken bildende Rußtaupilze der wärmeren und heißen Zonen sind: Scorias spongiosa Schw. (Nordamerika), Antennaria Atamisquae P. Henn. (Argentinien), Limacinia tangensis P. Henn. (Ostafrika), Capnodium Coffeae Pat., Capnodium Araucariae u. a.

Die meisten derselben sind bisher nur wenig und unvollkommen untersucht.

oder Regen saugen sich diese Polster wie ein Schwamm so voll von Wasser, daß sie sicher für lange Zeit mit Feuchtigkeit versehen sind[1]).

Von unseren mitteleuropäischen Rußtaupilzen nähert sich, was die Mächtigkeit der vegetativen Entwicklung anlangt, den oben genannten Beispielen nur der an Weißtannenzweigen wachsende, unter dem Namen Hormiscium pinophilum Nees = Antennaria pithyophila Nees bekannte Pilz.

Ich fand denselben in Tannenjungwüchsen am Fuß der Louisenburg (Fichtelgebirge) in Form und Ausdehnung von erbsen- bis haselnußgroßen Polstern. Meistens aber erreichen die an den letzten Jahrestrieben (zwischen den Nadeln) dem Zweig aufsitzenden Polster etwa die Größe eines Weizenkorns. Auch dieser Pilz ist meist nur da einigermaßen gut entwickelt, wo Luftfeuchtigkeit und reichliche Nebelbildung der vegetativen Entwicklung günstig sind.

Ein ausgesprochener Hygrophyt ist ferner jener Rußtaupilz, der die bekannten schwarzen Überzüge auf den Blättern unserer Gewächshauspflanzen bildet — es ist, wie vorläufig bemerkt sein möge, der von Zopf (1878) so eingehend beschriebene und kurzweg als Fumago bezeichnete Pilz. Er findet sich stets in Häusern, in welchen die Luft warm und sehr reich an Feuchtigkeit ist, fehlt dagegen in der Regel in Xerophytenhäusern.

Weniger auffallend ist die Abhängigkeit vom Feuchtigkeitsgehalt der Luft bei anderen Rußtaupilzen, z. B. bei dem weit verbreiteten Rußtau der Eichen, Linden, Ahorne usw. Zwar fiel mir auf, daß der Ahorn- und Lindenrußtau kaum irgendwo mächtiger entwickelt sein kann als an Meeresküsten (z. B. Rügen), wo man mit ziemlich hohem Wassergehalt der Luft rechnen darf. Andererseits macht man nicht selten die Beobachtung, daß Alleebäume an sehr staubigen und trockenen Straßen besonders reich mit Rußtau bedeckt sind. Wir werden auf diese Erscheinung und ihre wahrscheinliche Ursache später noch einmal zurückkommen.

---

1) v. Höhnel (1909), der das von mir in Andalusien gesammelte Material nachuntersucht hat, fand, daß die Perithecien von A. ericophila identisch seien mit Coleroa Straussii (Sacc. et R.) v. H., sowie daß die letztere ein subepidermales Stroma habe. Demnach wäre A. ericophila imstande, unter Bedingungen, die der epiphytischen und vegetativen Entwicklung nicht günstig sind (trockene Luft), zu parasitischer Lebensweise überzugehen oder wir könnten auch umgekehrt sagen: ein Pilz, der unter gewissen Umständen parasitische Lebensweise führt, kann, wo die Bedingungen für oberflächliches Wachstum besonders günstig sind — hohe Luftfeuchtigkeit — zum reinen Epiphyten werden, dabei sich aber vorwiegend nur vegetativ entwickeln. Wir werden auf diese Beziehung später noch wiederholt zurückkommen.

3. Schutzeinrichtungen gegen Vertrocknung.

Es liegt nahe, die Frage aufzuwerfen, ob die Rußtaupilze in ihrem Aufbau eine Eigentümlichkeit besitzen, vermöge deren sie in besonders hohem Grad befähigt sind, die atmosphärische Feuchtigkeit aufzunehmen und festzuhalten. Die Frage ist — obwohl sie auf der Hand liegt —, wie mir scheint, noch nie erörtert worden. Sehen wir uns zunächst um, welche Mittel andere niedere Pflanzen besitzen, um den angedeuteten Zweck zu erreichen.

Bei Meeresalgen, welche zeitweise, nämlich bei Ebbe, sehr der Gefahr der Austrocknung ausgesetzt sind, leistet die mächtige Schleimhülle vorzügliche Dienste, ohne daß damit behauptet werden soll, daß Schutz vor Vertrocknung die Hauptaufgabe der Schleimhülle sei[1]).

Ich erinnere hier an die Schilderung, welche Oltmanns (1904/5) von dem Verhalten der Fucacee Pelvetia canaliculata bei Trockenlegung durch Eintritt der Ebbe gibt: „An allen Küsten, an welchen die Ebbe und Flut regelmäßig wechseln, ist bekanntlich eine Linie scharf markiert durch den Stand, welchen das Wasser nach dem Ende seiner Flutzeit vor dem Einsetzen der Ebbe aufweist. Unmittelbar an dieser oberen Flutgrenze wächst nun bei Haugesund (in Norwegen) Pelvetia caniculata und bildet dicht unterhalb derselben einen Gürtel von 10—30 cm Breite. Dieser Pelvetiagürtel ist vom Wasser nur während der Zeit bedeckt, als dasselbe um diese 10—30 cm steigt und gleich darauf wieder bei Eintritt der Ebbe sinkt. Nach meiner Schätzung sind daher die Pelvetiapflanzen im Verlauf von 12 Stunden höchstens 3 unter Wasser. Während der 9 Stunden, in welchen der genannte Tang nicht benetzt ist, verliert er immer an Turgor und ist mehr oder weniger schlaff, ja an sonnigen Tagen fand ich viele Pflanzen starr wie trockene Flechten; nach dem Eintauchen in Wasser nahmen sie ihre ursprüngliche Gestalt wieder an und sahen dann völlig frisch aus". Ähnliche Beobachtungen machte Goebel (1893) an Florideen (Delesseria Leprieuri, Lomentaria impudica und Bostrychia radicans, welche sich zwischen den Stelzenwurzeln der Mangrovebäume an der Mündung des Barima in die See (Britisch-Guyana) angesiedelt hatten.

Das Wirksame in all diesen Fällen ist die Schleimhülle. Das Wasser wird von der letzteren so energisch festgehalten und bei Benetzung so begierig aufgenommen, daß für den Vorgang der Eintrocknung oft das Zehn- bis Zwanzigfache der Zeit nötig ist, die für die Quellung bis zur Sättigung hinreicht.

1) s. Goebel (1893).

Auch viele Rußtaupilze besitzen eine mehr oder weniger mächtige Schleimhülle, welche die einzelnen Zellfäden umhüllt. Am auffallendsten ist dieselbe bei einem jener Pilze, die ich aus dem sogenannten Tannenrußtau in Reinkultur isolierte (zunächst als Botryotrichum sp. bezeichnet). Sie läßt sich makroskopisch auf folgende Weise sichtbar machen. Nimmt man aus Kulturen des Pilzes in Dextrosenährlösung mit einer Platinöse eine Mycelflocke weg, so wird gleichzeitig ein zäher — unter Umständen mehrere Zentimeter langer — Schleimfaden ausgezogen. Auch mikroskopisch ist die Schleimhülle bei diesem Pilz sehr gut nachweisbar. An Mycel, welches untergetaucht in Dextrosenährlösung entstanden ist, zeigt sie sich in Form eines hyalinen, aber kontinuierlichen Überzugs, dessen Mächtigkeit der des betreffenden Mycelfadens gleichkommt oder sie sogar übertrifft (Fig. 23). Luftmycel aber — aus Kulturen auf wasserärmeren Substraten, z. B. Mohrrüben — zeigen die Schleimausscheidung in Form unregelmäßiger hyaliner Warzen, die bei Befeuchtung unter Wasseraufnahme zu einem kontinuierlichen Schleimmantel verquellen.

Ähnliche, wenn auch nicht ganz so mächtige Schleimbildungen, beobachtete ich an den in Reinkultur gezogenen Mycelien des Eichenrußtaus, des Gewächshausrußtaus (Zopf's Fumago), ferner bei der eigentümlichen Atichia, die ja auch zu den Rußtaupilzen zu rechnen ist. In diesem letzteren Fall wird allerdings nicht ein Schleimmantel gebildet, vielmehr sind die das Innere der Polster erfüllenden Zellgruppen in höchstem Grad quellfähig und daher im Stande, Wasser zu speichern (Fig. 31).

Es wäre schließlich daran zu erinnern, daß die mit Algen in Flechtensymbiose zusammen lebenden Pilze gleichfalls häufig sehr quellfähig sind und auf diese Weise der hier besonders großen Gefahr der Vertrocknung (infolge der epiphytischen Lebensweise) begegnen. In hohem Grad gilt dies namentlich von den Gallertflechten (Collemazeen). Flotow (1850), der erste Entdecker der Atichia, stellte den Pilz deshalb auch in diese Flechtengruppe.

Die Fähigkeit, unter gewissen Wachstumsbedingungen eine Schleimhülle auszuscheiden, scheint übrigens noch vielen anderen Pilzen zuzukommen. Sie ist aber sicher nicht bei allen gleich groß. Möglicherweise spielt sie eine Rolle bei der Frage, welche Pilze als Epiphyten an der Zusammensetzung der Rußtauvegetation beteiligt sein können. Man wird dann in ihr ein auslesendes Moment zu erblicken haben, und ähnlich wie — nach Schimper — nur jene Blütenpflanzen zu epiphytischer Lebensweise taugen, deren Samen mit Flugeinrichtungen

versehen sind[1]), so werden auch nur jene Pilze, die Schleim ausscheiden, in dem regen Wettbewerb von zahlreichen, auf honigtaubedeckten Blättern sich ansiedelnden Pilzen, den Sieg davontragen. Freilich kommen als auslesende Faktoren noch weitere Anlagen in Betracht, z. B., wie später gezeigt werden soll, die Fähigkeit auf konzentrierten Zuckerlösungen zu wachsen.

4. Substrat.

Ein weiteres gemeinsames Merkmal aller Rußtaupilze ist, daß sie sich auf zuckerhaltigen Ausscheidungen (sogenanntem Honigtau) ansiedeln. Ohne diese wäre ja ihre epiphytische Lebensweise auch unmöglich, da sie als Pilze nicht die Fähigkeit der Assimilation besitzen.

Die Frage, ob Honigtau ohne Zutun von Schild- und Blattläusen entstehen kann — letzteres wird hier und da behauptet — ist für die uns beschäftigenden Probleme vollkommen belanglos. Sicher ist, daß bei Mangel von Honigtau auch die Entwicklung von Rußtau äußerst schwach bleibt. Umgekehrt, je stärker die Honigtauabscheidung, um so üppiger und reichhaltiger ist auch die Rußtauvegetation.

Von Freilandpflanzen sind es namentlich die Eiche, Linde, Ahorn, Zitterpappel, gewisse Spiraeen u. a., die oft durch ihre dicke Rußtaubedeckung auffallen. Von Gewächshauspflanzen dürfte keine mehr unter Honigtau leiden als Ardisia crenulata, — dieselbe ist dann über und über bedeckt von Schildläusen und der Honig tropft schließlich in klaren Tropfen von den Blättern herab. — Diese eignet sich dann auch vorzüglich dazu als Substrat für den Gewächshausrußtau zu dienen, der sich übrigens in der Regel von selbst ansiedelt.

Überaus reich an Honigtau ist oft auch die Tanne. Soll doch der Honig der Schwarzwaldtannen für die Bienenzucht der dortigen Gegend eine nicht zu unterschätzende Bedeutung haben. Demgemäß ist auch die Rußtauvegetation der Weißtanne häufig eine sehr in die Augen fallende Erscheinung.

Wenn gleichwohl zuweilen Rußtau auf honigtaufreien Blättern zu entstehen scheint, so wird man bei genauerer Untersuchung finden, daß es sich nicht um eine autochthone Vegetation eines Rußtaupilzes handelt, sondern um durch Regen zusammengespülte vegetative Fortpflanzungskörper, die von einer darüberstehenden Pflanze oder einem höherstehenden rußtaukranken Zweig der gleichen Pflanze stammen.

1) D. h. der Besitz von geflügelten Verbreitungseinheiten ist als die Voraussetzung zur epiphytischen Lebensweise, nicht als eine Anpassung an dieselbe zu betrachten.

Überaus häufig ist diese letztere Erscheinung beim Eichenrußtau, und viele in den Herbarien liegenden, angeblich mit Capnodium quercinum behaftete Eichenblätter stellen derartige durch Regen zusammengespülte, in den Blattsegmenten angehäufte Ansammlungen von Fortpflanzungskörpern dar (Fig. 1).

Fig. 1. Rußtaubedecktes Eichenblatt. Die schwarzen Flecken bestehen aus „Coniothecien", die aber hier nicht autochthon, sondern durch Regen zusammengespült sind und sich in den Blattsegmenten sowie längs der Nerven angesammelt haben.

Die mikroskopische Untersuchung zeigt, daß keinerlei Mycel ausgebildet ist, sondern die — gewöhnlich Coniothecien genannten — Fortpflanzungskörper in losen Haufen beisammen liegen, höchstens durch Schleimausscheidungen oder durch dürftige Keimschläuche oberflächlich befestigt.

Wenn auch fast alle Pilze — von den rein parasitischen wie Erysipheen, Uredinaceen u. a. abgesehen — in zuckerhaltigen Nährlösungen gut wachsen, so dürften doch nicht alle in gleichem Maß als Rußtaupilze in Betracht kommen. Denn der Honigtau stellt ein Nährsubstrat von zeitweise außerordentlich hoher Konzentration dar und dem dürfte nur eine begrenzte Anzahl von Pilzarten, nämlich sehr osmophile Organismen, gewachsen sein. Zweifellos gibt es Pilze, welche in Zuckerlösungen von fast sirupartiger Konsistenz zu wachsen vermögen. Ich erinnere an die äußerst osmophilen Hefepilze Zygosaccharomyces mellis acidi, und Z. priorianus, welche als Urheber des „sauren Honigs" nach A. von Richter (Mykol. Zentralbl. 1912) 70—80% Zucker ertragen. Freilich ist der Zuckergehalt eines Honigtaus keine konstante Größe, sondern schwankt nach dem Feuchtigkeitsgehalt der Luft zwischen weiten Grenzen. Dieser Faktor ist, wie schon erwähnt, zweifellos von Bedeutung für die Zusammensetzung einer Rußtaupilzdecke.

5. Die systematische Zusammensetzung einer Rußtaupilzdecke.

Der Umstand, daß die Rußtaupilze sich auf zuckerhaltigen, die Oberfläche der Blätter und Zweige benetzenden honigtauartigen Ausscheidungen ansiedeln, ist es nun auch, der die Erkenntnis der wahren

Natur dieser Pilze sowie ihrer systematischen Charakteristik so außerordentlich erschwert.

Denn es ist klar, daß sich auf einem derartigen Blatt (oder Zweig) unter Umständen nicht ein, sondern mehrere, manchmal sogar viele Pilze nebeneinander ansiedeln, die alle an der Luft dicke, schwarze, rosenkranzförmige Mycelfäden bilden und dann einen mehr oder weniger einheitlichen Eindruck machen.

Dazu kann diese Kombination mehrerer Pilze von Fall zu Fall verschieden sein, d. h. die Rußtauschicht hat dann eine überaus wechselvolle und heterogene Zusammensetzung.

Natürlich konnte dies nicht eher festgestellt werden als der Versuch gemacht wurde, die Rußtaupilze in Reinkultur zu züchten. Dies ist aber bisher nur äußerst selten geschehen. Die meisten Beobachter, die sich mit dem Studium von Rußtaupilzen beschäftigt haben, begnügten sich damit, die in der Natur vorgefundenen Verhältnisse rein deskriptiv zu behandeln, immer in der irrigen Voraussetzung, daß alle die verschiedenen Fruchtformen, die auf einem honigtaubedeckten Blatt beisammen stehen, zu einer und derselben Art gehören müßten[1]).

Wie wenig begründet diese Annahme ist, davon kann man sich leicht überzeugen, wenn man von einem rußtaubedeckten Blatt durch Aussaat zahlreicher kleiner Fragmente auf Dextrosenährgelatine eine größere Anzahl von Kulturen anlegt. Es werden dann wohl der eine oder andere Pilz in vielen oder sogar den meisten Kulturen auftreten, aber mehr oder weniger verunreinigt durch andere bald vereinzelt, bald ziemlich regelmäßig wiederkehrende Beimengungen.

So hat Schostakowitsch (1895), der zum ersten Male versucht hat, den Sammelbegriff „Rußtau" in seine Komponenten zu zerlegen, folgende Arten nebeneinander nachweisen können: Cladosporium herbarum, Hormodendron cladosporioides und Dematium pullulans. Dabei hat Schostakowitsch ein Ausgangsmaterial benutzt, das sicher nicht sehr artenreich war, nämlich Phaseolusfrüchte. Ein honigtaubedecktes Blatt muß zweifellos eine weit vielgestaltigere Pilzvegetation beherbergen.

---

1) In der Regel wird jeder schwarze Pilz, der sich auf Honigtau ansiedelt, ohne weiteres als Capnodium angesprochen; so wird der Rußtau der meisten Bäume und der des Weins, Hopfens usw. in den pflanzenpathologischen Hand- und Lehrbüchern (Sorauer, Frank, Hartig, Tubeuf u. a.) als Fumago oder Capnodium (oder Apiosporium) bezeichnet, ohne daß sich jemand die Mühe genommen hätte, zu untersuchen, ob dieses Verfahren berechtigt ist. Vergl. auch Lüstner (1902), Frank (1895) u. a.

Verhältnismäßig artenarm scheint jene Rußtauvegetation zu sein, welche sich auf den Blättern von Gewächshauspflanzen in fast allen Gewächshäusern ansiedelt, und welche fast stets aus dem von Zopf (1878) eingehend beschriebenen Pilz Fumago vagans besteht. Eine häufige Beimengung dieses Pilzes scheinen Hefezellen zu sein. Allerdings vermag auch Fumago selbst hefeartige Sprossungen zu bilden, wie schon Zopf ausführte und wie ich bestätigen kann, während Schostakowitsch die diesbezüglichen Angaben Zopfs bestreitet. Werden Conidien, die aus den langgeschnäbelten Pycniden in Form glasheller Tropfen austreten, in eine 5%ige Dextrosenährlösung übertragen, so erfolgt, genau wie Zopf es beschreibt, hefeartige Sprossung der Conidien, während sich in einer 10—40%igen Lösung ein Pycniden erzeugendes Mycel bildet.

Ein schönes Beispiel für die Vielgestaltigkeit des Rußtaus ist dagegen die auf Tannensprossen wachsendende Pilzvegetation, welche man in der Regel unter dem Namen Apiosporium pinophilum zusammenfaßt.

Durch zahlreiche Aussaaten von kleinsten Pilzfragmenten auf Nährgelatine gelingt es leicht nachzuweisen, daß hier nicht einer, sondern zahlreiche Pilze beteiligt sind, ungerechnet Beimengungen von mehr zufälligem Charakter.

Die häufigsten Bestandteile des sogenannten Tannenrußtaues sind (nach meinen bisherigen Untersuchungen):

1. Hormiscium pinophilum, als quantitativ stärkst entwickelter Kommensale, sowie ein weiteres Hormiscium von kleineren Dimensionen,
2. ein nicht Faden, sondern nur Zellklumpen bildender Pilz, zur Gattung Coniothecium gehörig,
3. mehrere kurzgliedriges Mycel bildende Pilze vom Habitus von Torula (bzw. Gyroceras-)Arten,
4. ein durch sternförmige Conidien ausgezeichneter Pilz aus der Gattung Triposporium (mit Chalara-ähnlicher zweiter Conidienfruktifikation),
5. Dematium pullulans (nicht sehr häufig), daneben, und zwar häufiger, ein Pilz, der auf Nährgelatine Kolonien bildet, die dem Demat. pullulans sehr ähnlich sind; ich bezeichne ihn einstweilen als Dematium II,
6. ein durch riesige Schleimbildung ausgezeichneter Pilz mit kugeligen, dickwandigen Conidien, einstweilen zu Botryotrichum zu stellen,

7. ein gleichfalls kurzgliedriger, Torula-ähnlicher Pilz mit seitlich am Mycel entstehenden vierzelligen Conidien; ich bezeichne ihn einstweilen als Helminthosporium sp.,
8. Atichia glomerulosa

sowie eine größere Anzahl noch nicht genügend untersuchter Pilze, ferner Hefepilze, Bakterien usw.

Die charakteristischen Polster der unter 8. genannten Atichia, die nicht selten für unentwickelte Perithecien von Apiosporium pinophilum angesprochen werden, finden sich überaus häufig in Gesellschaft der obengenannten Pilze, auf der Oberseite von Tannennadeln sowie auch auf der Rinde der Äste (in diesem Fall allerdings sehr schwer nachweisbar). Was die Annahme, diese Polster gehörten zu Apiosporium, besonders bestärken kann, ist, daß sie nicht selten von Mycelfäden überwachsen sind, so daß man den Eindruck erhält, daß sie an diesen Mycelfäden entstanden seien (Fig. 31). Dies ist aber sicher nicht der Fall; denn in Reinkulturen der Atichia zeigt sich deutlich, daß die Atichia überhaupt nicht imstande ist, zu Mycel auszuwachsen (s. unten).

In den Fehler, zufällig zusammen vorkommende Pilze als zusammengehörig aufzufassen, scheint u. a. auch Arnaud (1910) verfallen zu sein; wenigstens ist das, was er in der genannten Abhandlung als bildliche Darstellung auf Taf. II gibt, kaum anders zu deuten. Auf Fig. 1 vereinigt er in einem Bild: „Conceptacles normaux“ (conf. Taf. I), „conceptacles seuratoides“ (offenbar Atichiapolster!) und „pycnides ceratiformes (allem Anschein nach ein Capnodium vom Typus der Zopf'schen Fumago). Auf Fig. 2 bildet er ein Atichiapolster mit anhaftendem, torulaähnlichem Pilzfaden ab, wie man ähnliches überaus häufig in der Natur beobachten kann. Zweifellos hat Arnaud eine naturgetreue Zeichnung des beobachteten Befundes gegeben, ohne zu ahnen, daß es sich um drei zu einer gemeinsamen Vegetation vereinigte spezifisch verschiedene Pilze handelt [1]).

---

1) Er kommt dann sogar zu dem gewagten Schluß, die „conceptacles seuratoides“ seien eine Umwandlungsform (transformation) anderer fumagoider Pilze und die Familie der Seuratiacées sei daher zu streichen. Hätte Arnaud Reinkulturen angelegt, so hätte er erkennen müssen, daß von einer Beziehung zwischen einem fumagoiden Pilz und der Seuratia (bzw. Atichia) keine Rede sein kann.

Etwas näher ist Vuillemin (1908) der Wahrheit gekommen, wenn er die Vermutung ausspricht, daß in dem von Bernard (1907) beschriebenen Fall eine Mischung eines Capnodium-ähnlichen Pilzes (mit Triposporiumconidien) und einer Seuratia (bzw. Atichia) vorliege: „Il est dont certain que plusieurs éspèces de champignons se prouvent melangées dans les touffes irregulières de certains Capnodium. Des Thalles et des fructifications de Seuratia sont

Ähnlich ist es mir selbst ergangen, als ich (1896) die Atichia-polster, die ich regelmäßig in Gesellschaft von Antennaria scoriadea (in Chile) fand, für eine besondere sklerotiumähnliche Fruchtform dieses Pilzes hielt. Die wenigen hier angeführten Beispiele zeigen zur Genüge, wie wertlos die rein deskriptive Untersuchung der Rußtaupilze ist, weil sie eine Quelle endloser Irrtümer ist und wie unerläßlich für die Erkenntnis der tatsächlichen Verhältnisse die experimentelle Behandlung auf Grund von Reinkulturen ist.

Die geradezu chaotische Verwirrung, welche in der Systematik dieser Pilze herrscht, ist außerdem zum großen Teil darauf zurückzuführen, daß bei der Beschreibung der in der Natur beobachteten Formen — die häufig nur im vegetativen Zustand ausgebildet sind — alles, was nur einigermaßen übereinstimmte, sozusagen in einen Topf geworfen oder auch die einzelnen Formen — nach den Pflanzen, auf welchen die Pilze gefunden wurden, in besondere — durch nichts gerechtfertigte Arten gespalten wurden.

Was ist z. B. in den käuflichen Herbarien nicht alles unter den Namen: „Capnodium salicinum“, C. quercinum, Apiosporium usw. vereinigt!

Eine kleine Auslese von solchen Zusammenstellungen möge hiervon einen Begriff geben:

Als Capnodium salicinum Mont. herausgegeben:

Rabenhorst, F. europ. no. 68 Sydow, Mycoth. march. no. 2231, auf Hopfen	Dematium pullulans.
Commissão geogr. et geol. S. Paulo no. 30 Flora lusit. exsicc. no. 1210, auf Salix atrocinerea	scheint identisch zu sein mit dem Zopfschen Pilz.
Vestergren, Microm. rar. sel. no. 282, auf Erlenzweigen Rehm, Ascom. exs. no. 1347 (das gleiche Material wie voriges) Linhardt, F. hung. no. 60	auf diese Pilze paßt die Abbildung in Tulasnes Selecta fungorum Carpologia.

---

melangées notamment au Capnodium javanicum Zimm. et au Capnodium stellatum Bern. usw.“

Die Vermutung, daß die von ihm beschriebene Rußtauvegetation nicht einheitlich, sondern aus mehreren verschiedenen Organismen zusammengesetzt sei, hat übrigens schon Bernard selbst gehegt (1907).

Krieger, F. sax. no. 1959—1964, auf Corylus, Frangula, Rubus, Sambucus usw.	= Hormiscium pinophilum[1]).

Als Capnodium quercinum Berk. herausgegeben:

Thümen, Mycoth. univers. no. 1451, auf Eiche (Bayreuth) Thümen, Fungi austr. no. 666, auf Eiche (Teplitz) Sydow, Mycoth. march. no. 698, auf Eiche (Berlin) Rabenhorst, F. europ. no. 661, auf Eiche (Driesen)	vermutlich nichts anderes als Dematium pullulans, Cladosporium u. a.
Thümen, Mycoth. univers. no. 1738 (Nordamerika) Roumeguère, F. gall. exs. no. 5147, auf Eiche (Frankreich)	identisch mit dem von Tulasne abgebildeten Pilz

Als Cladosporium fumago Link herausgegeben:

Marchal, Crypt. Belgique no. 287 Fl. lus. exsicc. no. 1210	= Dematium pullulans

Als Apiosporium quercicolum Fckl. herausgegeben:

Sydow, Mycoth. march. no. 3788, auf Eiche (Berlin)	wahrscheinlich = Dematium pullulans.
Krieger, F. sax. no. 124	= Hormiscium pinophilum + Atichia

Als Capnodium Personii Berk. et Desm. herausgegeben:

Sydow, Mycoth. march. no. 1700, auf Linde (Berlin)	wahrscheinlich = Demat. pullulans u. a.
Rabenhorst, F. europ. no. 1723, auf Linde (Baden)	= der in Tulasne sel. f. carp. abgebildete Pilz

Als Capnodium Symphoricarpi Roum. herausgegeben:

Roumeguère, F. gall. exs. no. 2367, auf Symphoricarpus racemosa (Frankreich)	= Dematium pullulans, Cladosporium u. a.

1) Offenbar standen die betreffenden Sträucher unter einer mit Hormiscium pinophilum infizierten Weißtanne, von welcher durch den Regen die charakteristischen Mycelstücke herabgespült wurden und sich dann auf den Blättern anhäuften.

Als Capnodium Corni Auersw. herausgegeben:

Thümen, F. austr. no. 487, auf Cornus (Teplitz) Kunze, F. sel. exs. no. 394, auf Cornus (Zürich) Original von Auerswald (Connewitz)	Dematium pullulans u. a.

Als Fumago salicina Pul. herausgegeben:

Thümen, F. austr. no. 169 u. 485	= Zopf'scher Pilz.

Als Fumago Tiliae Fuck. herausgegeben:

Thümen, F. austr. no. 170, auf Linde (Krems)	= Dematium pullulans u. a.

Als Capnodium Foothii Berk. et Desm. herausgegeben:

Thümen, Mycoth. univers. 1944, auf Pappel (Coimbra)	= Dematium pullulans u. a.
Thümen, Mycoth. univers. no. 1352 Roumeguère, F. sel. exs. no. 5146, auf Yucca (Coimbra)	identisch mit dem Zopf'schen Pilz.

Als Capnodium expansum Berk. et Desm. herausgegeben:

Roumeguère, F. gall. exs. no. 3660, auf Ahorn Rabenhorst, F. europ. no. 665 Thümen, Mycoth. univers. no. 664	= Dematium pullulans u. a.

Als Capnodium Lonicerae Fuck. herausgegeben:

Sydow, Mycoth. march. no. 999, auf Lonicera (Berlin) Thümen, F. austr. no. 671 (Teplitz)	= Dematium pullulans u. a.

u. s. w.

Von verschiedenen mykologischen Systematikern, besonders von Höhnel (1909), Arnaud (1916) u. a. ist der Versuch gemacht worden, in der heillosen Verwirrung der Begriffe Capnodium, Apiosporium, Fumago, Antennaria usw. Ordnung zu schaffen [1]).

1) Nach Höhnel wäre die Gattung Apiosporium vollkommen zu streichen. A. pinophilum Fuck. (= Antennaria pinophila Nees) wäre eine Microthyriazee. A. Fumago Fuck. ist nach v. Höhnel eine Leptostromazee, A. Rehmii Syd. wäre gleich Limacinia fernandeziana Neger usw.

Nach Arnaud (1910) wäre Cladosporium fumago = Cladosporium herbarum. Arnaud scheint allerdings in beschränktem Maße Kulturen von Rußtaupilzen angelegt zu haben und hat dabei festgestellt, daß Dematium pullulans „forme presque la totalité des Hyphomycètes dans les Fumagines observées". Ferner der in Südeuropa häufige Zitronenrußtau wäre zu Pleosphaeria als P. Citri Arn. zu stellen usw.

Bei aller Anerkennung der diesbezüglichen Bestrebungen — namentlich von Höhnel wäre vermöge seiner umfassenden Artenkenntnis in hervorragendem Maße dazu berufen — scheinen mir doch die meisten dieser Versuche wenig greifbare Resultate gezeitigt zu haben, weil die meisten genannten Forscher auf das wichtigste Mittel zur Klärung, die Reinkultur, von vornherein verzichteten, und immer oder fast immer den zweifellos fehlerhaften Standpunkt vertraten, daß alle Fruchtformen, die auf einem rußtaubedeckten Blatt nebeneinander auftraten, auch ohne weiteres zusammengehören.

Es wird freilich langer mühevoller Untersuchungen bedürfen, ehe — auf Grund der Kultur — nur einige Klarheit in das Wirrsal der Formen und Arten, die einen Rußtau zusammensetzen, gebracht ist. Derjenige, der sich dieser Aufgabe unterzieht, muß einerseits über eine sichere Technik in der Reinkultur, andererseits über einen guten Überblick und Kenntnis der Arten verfügen, zwei Eigenschaften, die nicht immer vereinigt sind.

Es wird notwendig sein, Schritt für Schritt vorzugehen, denn bei der Vielgestaltigkeit des Problems (die Zahl der anzulegenden Kulturen wächst bald ins Ungeheure) zeigt sich hier gerade in der Beschränkung der Meister.

Man wird nämlich mit der einfachen Reinkultur der in einem speziellen Fall gefundenen Pilze überhaupt nicht zum Ziel gelangen.

Werden von einer und derselben Rußtauvegetation durch Aussäen kleinster Fragmente in hängenden Tropfen Kulturen angelegt, die, wenn sie sich als rein erweisen, in geeigneten Kulturgefäßen weiter gezüchtet werden, so reicht dies nicht aus, um eine richtige Vorstellung von der wahren Zusammensetzung der Rußtauvegetation zu erhalten. Wollte man sich damit begnügen, so würde man in den gleichen Fehler verfallen, den der begeht, der, um die Zusammensetzung einer pflanzengeographischen Formation zu ermitteln, sich auf die genaue Schilderung einer einzigen Lokalität beschränkte. Es wird vielmehr notwendig sein, die Zusammensetzung zahlreicher Rußtauvegetationen mittels der Reinkultur zu analysieren. Dann wird sich herausstellen, welche Pilze regelmäßig wiederkehren und daher einen integrierenden Bestandteil bilden, welche nur zufällige Beimengungen sind.

Natürlich ist diese Art der Untersuchung überaus mühevoll und zeitraubend, sie kann aber als die einzige zu einem brauchbaren Resultat führende angesehen werden.

Leider aber stößt man im weiteren Verfolg dieser Methode auf eine fast unüberwindliche Schwierigkeit. Denn sehr viele der hier in

Betracht kommenden Pilze sind „Imperfekte“, die in der Reinkultur überhaupt nichts anderes als sterile Mycelien oder höchstens Conidien bilden und daher sehr schwer zu charakterisieren, geschweige denn systematisch mit Sicherheit zu bestimmen sind.

Die einzige Möglichkeit, aus jener Schwierigkeit einen Ausweg zu finden, besteht darin, daß man, wie in der Bakteriologie, das Verhalten zu verschiedenen Nährsubstraten, das Aussehen der Reinkulturen, die Schnelligkeit des Wachstums und ähnliche Eigenschaften zugrunde legt und auf Grund dieser auf Gleichheit oder Verschiedenheit schließt. Freilich wird man dann in manchen Fällen auf den Versuch verzichten müssen, den jeweiligen Pilz in das System der Imperfekten einzureihen, ein Versuch, der ja, selbst wenn Conidien gebildet werden, wenig Aussicht auf Erfolg hat, da sich die vorhandenen Beschreibungen, nahezu ausnahmslos, auf im Freien gefundene Pilze, und nicht auf in Reinkultur gezogene, beziehen.

Man wird dann in vielen Fällen lieber den Weg beschreiten, den Burgeff bei der Charakterisierung der von ihm aus Orchideenwurzeln isolierten Mykorrhizenpilze eingeschlagen hat, d. h. vorläufige Namen geben und die betreffenden Pilze durch genaue Angabe der Wachstumserscheinungen auf verschiedenen Substraten kenntlich machen.

Dies ist um so notwendiger, als wir ja in der Systematik der Pilze — insbesondere der Imperfekten — auf die Länge mit der rein morphologischen Beschreibung, wie sie im Saccardo’schen System gefordert wird, nicht mehr auskommen. Wir müssen uns endlich darüber klar werden, daß die bisher allgemein geübte Praxis der Diagnostik von Pilzen auf Grund der Untersuchung von Herbarmaterial nur eine halbe Arbeit ist, indem dabei gewissermaßen nur ein Entwicklungsstadium die Unterlage bildet.

Sie wird — namentlich soweit die Imperfekten in Betracht kommen, nie imstande sein, der immer größer werdenden Verwirrung im System Einhalt zu tun.

Selbst so verdienstvolle und sorgfältige, durch außerordentliche Sachkenntnis charakterisierte Arbeiten, wie die kritischen Untersuchungen von Höhnels, werden zu keinem endgültigen Abschluß führen, wenn nicht Reinkulturen, wobei man freilich von lebendem Material ausgehen muß, nebenher gehen.

Die Erkenntnis, daß die rein morphologische Beschreibung zur sicheren Diagnostik der Arten häufig nicht ausreicht, muß für die Systematik der Pilze ebenso entscheidend werden, wie sie es längst

in der Bakteriologie und in der Lehre von den Gärungsorganismen (Hefepilze) ist.

Die Vertreter der rein systematischen Richtung der Mykologie werfen allerdings dagegen ein, daß viele Pilze auf künstlichen Nährböden degenerieren und dann nicht als Grundlage für einwandfreie Diagnosen dienen können. Dies mag zum Teil zutreffen; allein einerseits kann dieser Übelstand teilweise vermieden werden, wenn die Reinkulturen auf Substraten ausgeführt werden, welche sich den natürlichen nähern, z. B. auf sterilisierten Blättern, Zweigen u. dgl., und wenn durch Kultur in Gefäßen, durch welche keimfreie Luft geleitet wird, auch die Wachstumsbedingungen natürlichere werden. So gelang es mir z. B. einen Pilz[1], den ich in Form von Conidien in Kultur genommen hatte, durch die genannte Behandlung zur Perithecienbildung zu veranlassen und Fruchtkörper zu erzielen, welche vollkommen mit den in der Natur vorkommenden übereinstimmten. Andererseits kann gesagt werden, daß viele Pilze auch in Reinkulturen, selbst auf Gelatine, jedenfalls aber auf natürlichen Substraten, ihren ganz normalen Entwicklungsgang durchmachen und keinerlei Zeichen von Degeneration erkennen lassen. Vgl. die unten folgenden Beschreibungen von Triposporium, Atichia, Gyroceras, Fumago u. a.

Freilich ist diese Art von Untersuchung weit mühevoller und zeitraubender als die von den Systematikern geübte, schablonenmäßige Beschreibung der in der Natur beobachteten Formen.

Übrigens spricht jeder, der die Reinkultur als unbrauchbar verwirft, gleichzeitig ein verdammendes Urteil über seine eigene Arbeit aus.

Denn was wir in der Natur vorfinden, gibt doch auch nur ein sehr einseitiges Bild.

Der gleiche Pilz kann auf anderem Substrat, unter anderen Lebensbedingungen (bei anderer Temperatur, anderen Feuchtigkeitsverhältnissen) ganz andere Wuchs- und Fruchtformen zeigen, d. h. die in den einzelnen Fällen auftretenden Abweichungen sind ebensogroß wie die unter natürlichen und künstlichen Wachstumsbedingungen entstehenden Formen[2].

Jedenfalls aber führt die freilich langsam, gewissermaßen nur schrittweise gehende Förderung unserer Kenntnisse auf dem Wege der Reinkultur zu sichereren Ergebnissen als die reindeskriptive Behandlung, bei

---

1) Melanospora marchica Lind. (s. Literatur 1914). Das gleiche gelang mir bei Nectria cucurbitula (1916).

2) Ein drastisches Beispiel in dieser Hinsicht ist die oben (pag. 69) beschriebene verschiedene Ausbildung der Antennaria ericophila in verschiedenen Höhenlagen der andalusischen Hochgebirge.

welcher das subjektive Moment eine so überaus große Rolle spielt, bei welcher Merkmalen, über deren Konstanz wir gar nichts wissen, eine so große Bedeutung eingeräumt wird, und überdies stets die Gefahr besteht, daß zufällig nebeneinander auftretende Organismen als Entwicklungsformen einer und derselben Art angesehen werden. —

Seit einigen Jahren bin ich damit beschäftigt, Rußtaupilze in Reinkultur zu züchten. Meine Untersuchungen sind keineswegs voll abgeschlossen. Ist es mir doch bisher noch nicht einmal gelungen, den Rußtaupilz *κατ' ἐξοχην* — das von Tulasne abgebildete Capnodium salicinum — lebend zu erhalten und zu kultivieren.

Fast bei jeder neuen Aussaat kleinster Fragmente des Tannenrußtaus — namentlich von neuen Standorten — stoße ich auf Organismen, die in meinen Kulturen bis jetzt nicht aufgetreten sind, und das Phänomen wird dadurch immer verwickelter. Unter diesen Umständen ist ein Ende dieser Untersuchung in absehbarer Zeit überhaupt nicht zu erwarten.

Immerhin ist das, was ich bisher in außerordentlich mühevollen und langwierigen Kulturversuchen ermittelt habe, geeignet, einen gewissen Einblick zu gewähren in das Wesen der Rußtaufrage.

Die Erkenntnis, daß weitere lange Jahre nötig sein werden, um die noch vorhandenen Lücken auszufüllen — wenn dies überhaupt jemals möglich sein wird —, sowie daß diese Studien zweckmäßig auch in anderen Ländern, besonders in Südeuropa und in den Tropen, fortgesetzt werden, läßt es angebracht erscheinen, das, was bisher als feststehend erkannt wurde, in die Öffentlichkeit zu geben.

Ich beschreibe daher nachstehend meine Kulturen von Rußtaupilzen. Es kommen folgende in Betracht: Der Eichen-, Linden- und Ahornrußtau (sowie derjenige anderer Laubbäume), der Tannenrußtau, der Gewächshausrußtau[1]).

Material und Untersuchungsmethode.

Das zur Anlage von Reinkulturen verwendete Material stammte von folgenden Örtlichkeiten:

1) Meine Versuche, auch den Alpenrosenrußtau — gewöhnlich als Torula Rhododendri bezeichnet — in Reinkultur zu studieren, führten leider zu keinem Ergebnis. Frisches Material, welches ich selbst aus den Alpen holte, wurde in geeignete Kulturbedingungen gebracht. Aber in keinem Fall gelang es, die ausgesäten Mycelfragmente zum Auswachsen zu bringen. Ebenso kam ich mit dem in Korsika verbreiteten Limonenrußtau noch zu keinem abschließenden Ergebnis.

a) Eichenrußtau: Tharandt, Dresden, Reichenbach i. L., Saßnitz, Berlin;
b) Ahornrußtau: Stralsund;
c) Lindenrußtau: Tharandt, Saßnitz;
d) auf anderen Nährpflanzen: Spiraea, Tharandt, Reichenbach i. L., Symphoricarpus, Reichenbach i. L.;
e) Tannenrußtau [auf Weißtanne bzw. Fichte[1]]:
Tharandt, Kipsdorf, Schellerhau, Buschmühle } im Erzgebirge,
ferner Dresden (Bot. Garten), Louisenburg (im Fichtelgebirge), Püttlachtal (in der fränkischen Schweiz);
f) Gewächshausrußtau: Bot. Gärten: Tharandt, Dresden, Leipzig.

Das Material ist in allen Fällen von mir selbst gesammelt und in sterilisierten Glasgefäßen aufbewahrt worden. Die Kulturen wurden stets sobald als möglich angelegt.

Untersuchungsmethode.

Um eine Vorstellung zu bekommen, welchen Anteil die einzelnen — als regelmäßig wiederkehrend erkannten — Bestandteile an der Zusammensetzung einer Rußtaudecke haben, wurde folgender Weg eingeschlagen.

Kleine Teile der Rußtaudecke wurden mit einer sterilen Nadel abgelöst, in einem großen Tropfen sterilen Wassers verrieben (auf Uhrglas), und sodann mittels einer kleinen ausgeglühten Platinöse derart in zahlreiche (in einer sterilen Petrischale) hängende Tropfen von

1) Auf der Fichte tritt Rußtau weit weniger häufig auf als auf der Weißtanne. Allerdings geht der Tannenrußtau nicht selten auf benachbart stehende Fichten über, wobei das Hormiscium pinophilum gleichfalls quantitativ weitaus überwiegt. In der Nähe von Tharandt beobachtete ich eine mitten im Buchenwald stehende Fichte, die mit einem starken Rußtauüberzug bedeckt war, in welcher aber das Hormiscium vollkommen fehlte. Aus der Analyse (pag. 22) ergab sich, daß dieser Rußtau hauptsächlich aus folgenden Pilzen bestand: Coniothecium, Dematium II, Triposporium, Cladosporium herbarum und einigen anderen unbestimmbaren Pilzen.

Auf der gemeinen Kiefer beobachtete ich im Elbtal (zwischen Rathen und Wehlen) einen Rußtau, der, wie die Analyse lehrte, aus Dematium pullulans, Dematium II, Coniothecium und einer Gyroceras-Art bestand.

Alle diese weniger häufigen Rußtauvegetationen müssen noch eingehender untersucht werden.

Dextrosenährgelatine verteilt, daß in jedem Tropfen nur ein bis wenige, winzige Fragmente der Rußtaudecke zu liegen kamen.

In den meisten Fällen erhielt ich auf diese Weise nahezu reine Kolonien. Diejenigen, welche sich bei mikroskopischer Musterung als einwandfrei rein erwiesen, wurden mittels steriler Nadel in frische hängende Tropfen und von hier aus in größere Kulturgefäße übertragen (zum Teil unter dem Präpariermikroskop).

Nachdem ich auf diese Weise eine größere Anzahl von Rußtaupilzen isoliert und näher untersucht hatte, bot die Wiedererkennung der einzelnen Komponenten in den Tropfenaussaaten meist keine Schwierigkeit mehr, und es war nun leicht, in diesen den Frequenzfaktor festzusetzen.

Als Frequenzfaktor möchte ich bezeichnen einen Bruch, dessen Nenner angibt die Anzahl der Aussaaten (in Tropfen), während der Zähler ausdrückt, in wieviel Tropfen ein bestimmter Pilz nachzuweisen war.

Angenommen, es wurden vom Tannenrußtau winzige Fragmente (nach Zerreibung in Wasser) auf 12 Gelatinetropfen verteilt, und nach Verlauf von mehreren Tagen Coniothecium in 9 Tropfen nachgewiesen, so ist der Frequenzfaktor:

$$F = \frac{9}{12}$$

Ich gebe anbei einige Beispiele von Analysen einer Probe Tannenrußtau wieder, aus welcher die Feststellung des Frequenzfaktors der wichtigsten Bestandteile zu ersehen ist:

Analyse I: Material in Kipsdorf am 20. Okt. 1916 gesammelt. Rußtau auf Tannennadel, bei mikroskopischer Untersuchung vorwiegend aus Atichia glomerulosa bestehend; kleinste Fragmente in 21 hängende Tropfen von Nährgelatine übertragen: Es entwickelten sich in diesen Tropfen nachstehende Pilze:

1. Atichia, Coniothecium, und zwei andere ? Pilze
2. „ „ „ „ „ „
3. „ „ „ Hormiscium II
4. Hefe „ „
5. Atichia „ „
6. „ und 1 ? Pilz
7. „ „ Helminthosporium sp.
8. „ „ Hormiscium II
9. „ (rein)

10. Atichia und Coniothecium
11. „ „ „
12. „ „ Torula sp.
13. Coniothecium und zwei ? Pilze
14. Atichia und Hormiscium II
15. „ „ „
16. Torula-ähnlicher Pilz und ein ? Pilz
17. Coniothecium und Atichia
18. Atichia (rein)
19. „ „
20. „ Coniothecium und Hormiscium II
21. „ (rein).

Wie man sieht, enthielt die scheinbar homogene Vegetation von Atichia auf der Tannennadel eine große Anzahl von Organismen; unter diesen sind besonders häufig vertreten:

$$\text{Atichia: } F = \frac{18}{21}$$

$$\text{Coniothecium: } F = \frac{8}{21}$$

$$\text{Hormiscium II: } F = \frac{8}{21}$$

Analyse II: Material von Tannenzweig bei Kipsdorf am 20. Okt. 1916 gesammelt. Bei mikroskopischer Untersuchung scheinbar nur aus Hormiscium pinophilum bestehend. Kleinste Fragmente in 22 Tropfen ausgesäet. In diesen entwickelten sich folgende Pilze:

1. Dematium II
2. Atichia und ? Pilz
3. Dematium II
4. Atichia, Dematium II und ? Pilz
5. Coniothecium, Dematium II und ? Pilz
6. Dematium II
7. ? Pilz
8. Coniothecium, Dematium II und ? Pilz
9. „ (rein)
10. Dematium II und ? Pilz
11. „ „ Hormiscium pinophilum.
12. Hormiscium p. (rein)
13. Dematium II „
14. Hormiscium p. „

15. Hormiscium p. und ? Pilz
16. „ „ Dematium II
17. „ „ „
18. „ „ „
19. „ „ ? Pilz und Hefe
20. „ „ ? „ „ „
21. „ „ Hefe
22. „ „ „

Die scheinbar fast rein aus Hormiscium pinophilum bestehende Pilzvegetation enthielt also außer einer Anzahl unbestimmbarer Pilze (als ? bezeichnet) die folgenden typischen Rußtaupilze im Frequenzverhältnis F:

$$\text{Dematium II: } F = \frac{9}{22}$$

$$\text{Atichia: } F = \frac{2}{22}$$

$$\text{Coniothecium: } F = \frac{3}{22}$$

$$\text{Hormiscium pinoph.: } F = \frac{11}{22}$$

Analyse III: Material von Tannennadeln bei Buschmühle gesammelt am 20. Nov. 16. Scheinbar vorwiegend aus Hormiscium pinophilum und Coniothecium bestehend. Kleinste Fragmente in 15 hängende Tropfen ausgesäet. In diesen entwickelten sich folgende Pilze:

1. Coniothecium und ? Pilz
2. „ „ Dematium II
3. „ (rein)
4. „ Hormiscium p. und ? Pilz
5. „ „ ? Pilz
6. „ „ ? „ und Helminthosporium sp.
7. ? Pilz
8. Coniothecium und Dematium II
9. „ (rein)
10. „ und Dematium II
11. „ „ „
12. „ „ „
13. „ „ „
14. „ „ ? Pilz
15. „ „ ? „

Also:

$$\text{Coniothecium: } F = \frac{14}{15}$$

$$\text{Dematium II: } F = \frac{6}{15}$$

$$\text{Hormiscium p.: } F = \frac{1}{15}$$

$$\text{Helminthosporium sp.: } F = \frac{1}{15}$$

Analyse IV: Fichtenrußtau gesammelt bei Tharandt am 10. Okt. 1916. Mikroskopisch nachweisbar: Coniothecium, verschiedenartige braune Mycelien, Algenzellen. Bei Aussaat kleinster Fragmente in hängende Tropfen von Nährgelatine entwickelten sich folgende Pilze:

1. Coniothecium und Triposporium
2. „ „ „ und ? Pilz
3. Dematium II
4. „ Coniothecium und Triposporium
5. Cladosporium herbarum, Coniothecium und Triposporium
6. Triposporium und ? Pilz
7. „ „ ? „
8. Coniothecium „ Cladosporium
9. Cladosporium „ ? Pilz
10. „ „ Triposporium
11. Coniothecium „ „ und ? Pilz
12. „ „ „ „ Dematium II und ? Pilz
13. Coniothecium und Triposporium und ? Pilz
14. „ „ Dematium II „ ? „
15. „ „ „
16. Triposporium „ ? Pilz
17. „ „ ? „
18. „ „ ? „
19. Coniothecium, Triposporium, Dematium II und ? Pilz
20. Coniothecium, Triposporium, Dematium II und ? Pilz
21. Cladosporium und Triposporium
22. Dematium II „ „
23. Cladosporium „ „
24. ? Pilz
25. Triposporium und ? Pilz
26. „ „ ? „

Also:

$$\text{Coniothecium: } F = \frac{11}{26}$$

$$\text{Triposporium: } F = \frac{18}{26}$$

$$\text{Cladosporium: } F = \frac{5}{26}$$

$$\text{Dematium II: } F = \frac{5}{26}$$

Die Synthese.

Ebenso wie in der Chemie die Synthese eine notwendige Ergänzung der Analyse darstellt, so sollte auch in den biologischen Wissenschaften so viel als möglich versucht werden, was durch die Analyse ermittelt wurde, durch die Synthese auf die Richtigkeit zu prüfen.

In der Pflanzenpathologie entspricht der Synthese der Infektionsversuch. Derselbe soll zeigen, ob beim Zusammenbringen eines Parasiten mit der Wirtpflanze unter Bedingungen, welche der Weiterentwicklung des ersteren und dem Unterliegen der letzteren günstig sind, das gleiche Krankheitsbild entsteht wie in der Natur. Der positive Erfolg dieses Versuches gibt dann erst die Sicherheit, daß die Krankheit wirklich durch den fraglichen Mikroorganismus verursacht wird. Es liegt nahe, dieses Verfahren auch bei den Rußtaupilzen anzuwenden, d. h. durch Impfung honigtaubedeckter Blätter mit den Reinkulturen der betreffenden Pilze Rußtau künstlich zu erzeugen. So einfach dieser Versuch zu sein scheint, so stellen sich ihm doch außerordentliche Schwierigkeiten entgegen.

Zunächst ist der Honigtau kein reines Substrat, sondern enthält fremde Keime, Hefezellen u. dgl. Sterilisation am Blatt ist unmöglich.

Ferner: werden honigtaubedeckte Pflanzen unter Glasglocken gestellt, so erfährt die Konzentration des Honigtaus (durch Absorption der Wasserdämpfe, die von der Pflanze abgegeben werden) eine derartige Herabsetzung, daß alle in solchen Räumen sich einfindenden Organismen, wie zahlreiche Schimmelpilze, die ihnen zusagenden Lebensbedingungen finden und andere — die aus Reinkulturen aufgeimpften — Rußtaupilze überwuchern.

Stellt man aber honigtaubedeckte Pflanzen offen in großen trockenen Räumen hin, so steigert sich die Konzentration des Honigtaus derart, daß selbst sehr osmophile Pilze — wie manche Rußtaupilze — nicht mehr darauf wachsen. Außerdem ist andauernd die Möglichkeit einer Infektion mit fremden Organismen gegeben.

Kurz gesagt, es ist aus verschiedenen Gründen sehr schwer oder fast unmöglich, gewisse — aus natürlichem Rußtau isolierte und in Reinkultur gezüchtete — Rußtaupilze auf honigtaubedeckten[1]) Pflanzen — als Reinkultur — weiter zu züchten.

In der Tat waren die meisten meiner unter den verschiedensten Bedingungen angestellten Versuche auf honigtaubedeckten Pflanzen (besonders Ardisia crenulata) durch Aufbringen von in Reinkultur gezüchteten Rußtaupilzen die Rußtaudecke künstlich zu erzeugen, von keinem oder nur geringem Erfolg begleitet. Z. B. Dematium pullulans, ebenso wie das nachstehend beschriebene Dematium II, die doch in der freien Natur so überaus verbreitet sind, wuchsen auf honigtaubedeckten Blättern sehr schlecht und erzeugten keine zusammenhängende Rußtaudecke, bzw. wurden (wenn der Versuch unter Glasglocken angestellt wurde) von anderen Pilzen wie Penicillium, Botrytis cinerea usw. unterdrückt. Selbst das sonst so frohwüchsige Coniothecium breitete sich sehr langsam aus. Ganz versagten Hormiscium pinophilum (das ja auch auf hängenden Gelatinetropfen sehr schlecht gedeiht) und Atichia glomerulosa. Der einzige Rußtaupilz, der unter diesen Umständen gut, ja vorzüglich gedieh, ist Fumago vagans, der typische Gewächshausrußtau.

Diesen in der angegebenen Weise zu kultivieren, lag aber kein Bedürfnis vor, weil er sich ja in Vegetationshäusern in der Regel von selbst einstellt. Er scheint in ausgezeichneter Weise der feuchtwarmen, ruhigen Gewächshausluft angepaßt zu sein, und besteht hier erfolgreich die Konkurrenz anderer Organismen, namentlich der Schimmelpilze.

Unter diesen Umständen gab ich die Versuche auf Blättern immergrüner Topfpflanzen künstlich Rußtaudecken zu erzielen, als undurchführbar auf und beschränkte mich darauf, die isolierten Rußtaupilze in hängenden Tropfen konzentrierter Nährlösungen (in geräumigen, gut sterilisierten Petrischalen) zu kultivieren. Als Nährlösung diente

1) Den natürlichen Honigtau durch künstlichen (geeignete Nährlösungen) zu ersetzen, geht auch nicht an, da letzterer — z. B. mit dem Pinsel aufgetragen — viel schwerer benetzt als natürlicher.

2) Freilich wachsen nicht alle Arten gleich gut in derartig konzentrierten Nährlösungen, z. B. Atichia, Coniothecium, Dematium weit besser als etwa Cladosporium und Triposporium.

Wie schon früher erwähnt wurde, ist wohl auch die Konzentration des natürlichen Honigtaus je nach dem Feuchtigkeitsgehalt der Luft bedeutenden Schwankungen unterworfen. Demgemäß wird in einer Rußtaudecke bald der eine, bald der andere der Kommensalen mehr oder weniger günstige ihm zusagende Wachstumsbedingungen finden oder gezwungen sein, in die Dauerform überzugehen.

Knop'sche Lösung mit einem Gehalt von 40—50% Trauben- oder Rohrzucker. Freilich mußte dafür gesorgt werden, daß einerseits die Tropfen nicht ganz eintrockneten, andererseits durch Absorption von Wasserdämpfen die Konzentration des hängenden Tropfens nicht allzu tief sank. Dies wurde dadurch erreicht, daß die untere Schale stets nur minimale Mengen von Wasser (oder auch einige Tropfen einer gleichkonzentrierten Zuckerlösung) enthielt.

Auf diese Weise erhielt ich Pilzvegetationen, welche mit den in der Natur vorkommenden Rußtaudecken große Ähnlichkeit hatten. Insbesondere treten in diesen flachausgebreiteten, und daher der Luftwirkung zugänglichen Tropfen jene braunen dickwandigen Mycelschnüre oder Mycelklumpen auf, die in der Natur so häufig beobachtet werden (Fig. 18, 19, 21 usw.), und es zeigte sich, daß die verschiedensten als Rußtaubestandteile erkannten Pilze zur Bildung derartiger Dauermycelien — als solche dürfen sie wohl gelten — befähigt sind, z. B.: Dematium pullulans, Dematium II, Botrychium sp., Fumago vagans, Triposporium sp., Helminthosporium u. a., während die beiden Hormiscium-Arten überhaupt keine anderen als kurzgliedrige Myceläste bilden.

Näheres über das Wachstum der Rußtaupilze in konzentrierten Nährlösungen s. bei Schostakowitsch (1895) und im nachstehenden speziellen Teil.

* * *

Ich war mir im Laufe der Untersuchung des Tannenrußtaus bzw. seiner Zerlegung in die denselben zusammensetzenden Organismen darüber klar geworden, daß die in Reinkultur isolierten Arten nur einen (vielleicht sogar kleinen) Teil der überhaupt in Betracht kommenden Kommensalen ausmachen. Wie schon erwähnt, brachte jede neue Analyse neben den schon isolierten neue Formen zutage, von deren weiterem Studium vor der Hand nur deshalb abgesehen wurde, weil sonst die Zahl der zu versorgenden Kulturen ins Ungemessene gestiegen und ihre Untersuchung praktisch nicht mehr durchzuführen gewesen wäre. Gerade die Untersuchung der Zusammensetzung des Tannenrußtaus soll daher noch fortgesetzt werden.

Rein theoretisch betrachtet besteht kein Grund anzunehmen, daß nicht die verschiedensten Pilze an der Bildung einer Rußtaudecke teilzunehmen befähigt wären, vorausgesetzt, daß ihre Sporen, durch Wind übertragen, auf honigtaubedeckte Blätter fallen, dort keimen, und ein — in der Regel steriles — Mycel bilden. (Der Mangel einer charakteristischen Fruktifikation auf künstlichem Nährboden — und ein

solcher ist eigentlich auch der Honigtau — ist es ja, der die Identifizierung dieser Pilze so sehr erschwert; s. spezieller Teil.)

Denn die Zahl derjenigen Pilze, welche auf zuckerhaltigen Substraten braune, schwarze kurzgliedrige Mycelien bilden, ist zweifellos ungeheuer groß.

Als solche können z. B. in Betracht kommen die meisten Sphaeriazeen, Cucurbitariazeen, Mycosphaerellazeen, Gnomoniazeen, Valseen, Melanconidazeen, Xylariazeen, viele Hysteriazeen sowie eine fast unbegrenzte Anzahl von Imperfekten u. a.

Der experimentelle Nachweis der Identität eines Rußtaukomponenten mit einem Vertreter der genannten Pilzfamilien wird kaum je zu führen sein, oder wenigstens im hohen Grad von Zufälligkeiten abhängen.

Wohl aber können wir den umgekehrten zu einem ähnlichen Resultat führenden Weg einschlagen, d. h. wir können prüfen inwieweit allverbreitete Pilze in konzentrierten Zuckerlösungen (in dünner Schicht ausgebreitet) Mycelien, eventuell auch Dauermycelien bilden können, welche denjenigen der Rußtaudecken gleichen.

Fig. 2. Kurzgliedrige, dunkelgefärbte Mycelstücke von Bulgaria polymorpha, in zuckerreicher Nährlösung.

Ich habe zu diesem Zweck eine Anzahl auf absterbenden Pflanzenteilen wachsender saprophytische Pilze in Reinkultur genommen und dann Fragmente davon in hängende Tropfen zuckerreicher Nährlösung (gewissermaßen künstlichen Honigtau) übertragen. Der Versuch wurde mit folgenden Arten angestellt:

Bulgaria polymorpha, Clithris quercina, Lophodermium macrosporum, Xylaria hypoxylon, Diatrype disciformis, Ceratostomella Piceae, Herpotrichia nigra, Bispora monilioides.

Die nachstehenden haben in konzentrierter zuckerreicher Nährlösung kurzgliedrige, braune, häufig von Schleim umhüllte Mycelschnüre gebildet, welche ganz das Aussehen von Rußtaupilzfäden besaßen:

Bulgaria polymorpha (Fig. 2), Xylaria hypoxylon, Diatrype disciformis, Herpotrichia nigra.

Zweifellos werden aber noch viele andere Asco- und Discomycetes in zuckerreicher Nährlösung ähnliche Wachstumsformen zeigen. Das beweisen die Darstellungen der von Brefeld angelegten Pilzreinkulturen. Z. B. in dem Band Ascomycetes II (seiner Untersuchungen aus dem Gesamtgebiet der Mykologie, Heft X) bildet er rußtauähnliche, rosenkranzförmige Mycelschnüre für folgende Arten ab: Amphisphaeria applanata, Sphaerulina intermixta (zu diesem Pilz zieht Brefeld bekanntlich Dematium pullulans als Nebenfruchtform, was mir aber durchaus nicht erwiesen scheint, nachdem zahlreiche andere Pilze in zuckerhaltigen Nährlösungen Sproßmycelien bilden, die von denjenigen des Dematium pullulans kaum zu unterscheiden sind), Dothidea ribesia, D. polyspora, D. puccinioides, Dothiora Sorbi, Pseudohelotium granulosellum (die Conidienfruktifikation dieses Pilzes erinnert etwas an das von mir im Tannenrußtau gefundene Gyroceras u. a.).

II. Spezieller Teil.

Beschreibung einiger in Reinkultur gezogener Rußtaupilze.

Aus der großen Anzahl von Pilzen, die nach dem angegebenen Verfahren, durch Aussaat kleinster Fragmente in Nährgelatine erhalten worden waren, wurde eine beschränkte Zahl weiter kultiviert und eingehend untersucht. Es sind dies die folgenden Arten (zum Teil nur mit vorläufigen Namen belegt):

Art	Herkunft
Dematium pullulans Cladosporium herbarum	aus dem Eichen- und Lindenrußtau[1]) usw.
Dematium II Hormiscium pinophilum Hormiscium II Gyroceras sp. Triposporium sp. Coniothecium sp. Atichia glomerulosa Torula sp. Helminthosporium sp. Botryotrichum sp.	aus dem Tannenrußtau (bzw. Kiefern- und Fichtenrußtau).

1) Andere im Eichen- und Lindenrußtau, allerdings seltener nachgewiesene Pilze sind: Botrytes cinerea (in Reinkulturen an den leicht sich bildenden Sklerotien erkennbar), Atichia, Coniothecium usw.

Fumago vagans (der von Zopf beschriebene Pilz) } aus dem Gewächshausrußtau.

1. Dematium pullulans

ist einer der verbreitetsten und häufigsten Rußtaupilze unserer einheimischen Flora.

Was unter den Namen Capnodium quercinum, Apiosporium quercinum, Capn. Corni, Capn. Symphoricarpi, Capn. Personii, Capn. expansum, Capn. Lonicerae u. a. geht, ist größtenteils nichts anderes als dieser weit verbreitete Schimmelpilz.

Daß Dematium pullulans einen Hauptbestandteil vieler Rußtaupilzüberzüge bildet, ist schon von De Bary (1884), Schostakowitsch (1895), Arnaud (1910), Skerst (1898), Lindner u. a. nachgewiesen worden.

Daß aber viele unter dem Namen Capnodium oder Apiosporium oder Fumago beschriebene Pilze sich als Dematium erweisen, konnte natürlich nur mittels der Methode der Reinkultur entschieden werden.

In der nachstehenden Tabelle sind eine Anzahl von Impfungen mitgeteilt, welche die Richtigkeit der oben aufgestellten Behauptung beweisen:

Material	Aussaat	Frequenzfaktor
Linde (Saßnitz) . . .	10. IX. 1915	$\frac{8}{11}$
Ahorn (Stralsund) . .	11. IX. 1915	$\frac{9}{13}$
Hopfen (Tharandt) . .	6. VI. 1916	$\frac{15}{21}$
Ulmus (Rabenau) . . .	16. VI. 1916	$\frac{8}{12}$
Epheu (Dresden) . . .	20. VI. 1916	$\frac{9}{12}$
Eiche (Tharandt) . . .	10. IX. 1916	$\frac{4}{8}$
Eiche (Dresden) . . .	16. IX. 1916	$\frac{8}{10}$

Ich fand Dematium pullulans ferner (ohne genaue Zählungen anzustellen) im Rußtau auf Symphoricarpus, Lonicera, Spiraea (Reichenbach O. L.), auf Laurus (Zimmerpflanze, Tharandt), Haselnuß (Berlin) usw.

Um zu ermitteln, ob Dematium pullulans als Rußtau lebend überwintert, wurden folgende Versuche angestellt. Von vergilbten, am Baum noch hängenden Eichenblättern, die noch eine schwache Rußtauvegetation trugen, wurden kleine Pilzkeime (sogenannte Coniothecien) auf Nährgelatine gebracht.

I. Am 16. Jan. 1916 gesammelt — 7 Impfstellen —, nach 8 Tagen in allen Dematium pullulans in charakteristischen Kulturen.

II. Der gleiche Versuch wurde mit dem nämlichen Ergebnis auch am 12. Febr. 1916 angestellt.

Es kann somit kein Zweifel bestehen, daß Dematium pullulans — der Hauptbestandteil des Eichenrußtaus — in Form von Dauermycelien überwintert, ohne seine Wachstums- bzw. Keimfähigkeit einzubüßen (Fig. 3).

Bei der ungeheueren Verbreitung dieses Pilzes — seinem Vorkommen auf allen möglichen (auch abgestorbenen) Pflanzenteilen — ist es also leicht verständlich, daß er, sowie sich die ersten Honigtauüberzüge zeigen, auch als Rußtau eine bedeutende Rolle spielt.

Dem. pullulans auf verschiedenen Nährböden.

Schostakowitsch (1895) hat untersucht, in welcher Abhängigkeit die Wachstumsweise dieses Pilzes vom Substrat steht. Er hat gefunden, daß in hochkonzentrierten (ca. 40—50 $^0/_0$ Dextrose) Lösungen, nur oder vorwiegend Mycel mit dickwandigen Gemmen gebildet wird, die Abschnürung von farblosen Sproßzellen aber an tiefere Temperatur und verdünntere Nährlösungen gebunden ist.

Ich kann diesen Befund bestätigen. Die Bildung des braunen Pigments hängt vom Zutritt von Luft ab. In Nährlösungen, an deren Oberfläche sich eine schwarze, die Luft abschließende Haut bildet, bleibt das untergetauchte, Sproßzellen abschnürende Mycel andauernd farblos. Vom Licht ist die Bildung des Pigments unabhängig; denn Luftzutritt vorausgesetzt, entstehen auch bei vollkommenem Lichtabschluß in zuckerreichen Lösungen schwarzbraune Mycelfäden und Gemmen.

Wenden wir diese in der Kultur gewonnenen Erfahrungen auf die Vorgänge in der freien Natur an, so werden uns verschiedene Erscheinungen verständlich.

Ein honigtaubedecktes Blatt stellt bei trockenem Wetter, bei welchem auch die Zuckerausscheidung durch Blattläuse gesteigert ist, ein hochkonzentriertes Substrat dar. Die darauf wachsenden Pilze werden nur insoweit bestehen können, als sie solch' hohen osmotischen Druck auszuhalten vermögen. Dies scheint nicht für alle Schimmelpilze

in gleichem Maß zu gelten; so scheint der in der freien Natur auch sehr verbreitete Schimmelpilz Botrytis cinerea auf 40% Zuckerlösungen recht schlecht zu gedeihen. Damit findet schon eine Einschränkung der Anzahl von Konkurrenten statt, und das Dematium, welches auf hochkonzentrierten Zuckerlösungen gut gedeiht (der Grenzwert ist nach Skerst [1898] etwa 50% Dextrose) wird leicht das Übergewicht über Konkurrenten erlangen. Nur gewisse Hefepilze scheinen ähnlich widerstandsfähig zu sein; eine Rosahefe fand ich häufig als Beimengung der Dematiumkulturen.

Solange der Honigtau konzentriert ist — d. h. bei trockenem oder mäßig feuchtem Wetter — bildet das Dematium schwarzes Mycel und Gemmen. Sproßzellen treten zu dieser Zeit nur spärlich auf.

Bei feuchtem Wetter, häufigen Niederschlägen, herabgesetzter Temperatur stellen sich die Bedingungen für die Entwicklung zahlreicher Sproßzellen ein. Durch Regenwind werden diese schnell in der ganzen Umgebung verbreitet.

Folgt auf die Regenperiode wieder eine niederschlagslose, so werden die Folgen bald bemerkbar. Die Blätter aller Sträucher, die unter einem rußtauinfizierten Baum stehen, zeigen bald eine reiche Vegetation von Rußtaupilzen — fast ausschließlich Dematium. Die Sproßzellen haben in dem durch den Regen herabgewaschenen, zuerst verdünnten, später wieder konzentrierten Honigtau braunes, gemmenreiches Mycel gebildet, das aber bei erneuter Verdünnung des Substrats durch Niederschläge wieder farblose Sproßzellen erzeugt.

Die außerordentlich schnelle Verbreitung des Pilzes ist namentlich durch den Umstand gewährleistet, daß jede Sproßzelle in verdünnter Nährlösung hefeartig[1]) aussprossen und jede dieser Aussprossungen, in eine nährstoffreiche Lösung übertragen, wieder Mycel bilden kann.

Die Coniothecien (Fig. 3 u. 4). Eine Wachstumsform, welche uns bei — als Dematium pullulans erkanntem — Rußtau in der Natur besonders häufig entgegentritt, ist die der sogenannten Coniothecien — vielzellige braunschwarze Klumpen von verschiedener Größe, unter Umständen schon makroskopisch sichtbar. Nicht selten besteht der schwarze Überzug auf Blättern fast ausschließlich aus Coniothecien;

1) Dieser Umstand erschwert so sehr, wenn entschieden werden soll, ob eine Beimengung von Hefe vorlag oder nicht; denn hefeartig aussprossende Sproßzellen von Dematium sind kaum zu unterscheiden von echten Hefen. Die Entscheidung ist nur möglich durch Übertragung in eine konzentrierte Zuckerlösung, in welcher Hefe wieder aussproßt, Dematiumsproßzellen aber vorwiegend Mycel bilden.

und in dem oben (pag. 74) erwähnten — häufigen — Fall, daß der Rußtauüberzug nicht autochthon, sondern durch Zusammenschwemmen entstanden ist (Fig. 1), ist von Mycel fast nichts zu sehen; der ganze Überzug wird von Coniothecien gebildet.

Schostakowitsch (1895) hat die Bedingungen ermittelt, unter denen D. pullulans solche Coniothecien erzeugt — es ist verhältnismäßig hohe Temperatur (30—31° C).

Fig. 3. Fig. 4.

Fig. 3. Demat. pullulans. Keimender Zellklumpen (Dauermyzel) von einem Lindenblatt; gesammelt am 2. Sept. 1916, von da bis 3. Dez. im Herbar; am 3. Dez. Keimung in Nährlösung.

Fig. 4. Demat. pullulans. Dunkle Zellklumpen und Zellreihen (Dauermyzel), zum Teil mit Schleimhülle, zum Teil auskeimend und Sproßkonidien bildend. Aus Reinkultur. Vergr. 500.

Nach meinen Versuchen scheint aber auch die Beschaffenheit des Substrats von Einfluß zu sein, so daß die Coniothecien auch bei weniger hoher Temperatur entstehen.

Ich erhielt dieselben, wenn ich D. pullulans auf mit zuckerreicher (30 % iger) Nährlösung getränkten porösen Körpern züchtete. Als solche eignen sich besonders poröser Ton, Sonnenrosenmark, Fichtenholz.

Namentlich auf dem erstgenannten Substrat erhält man schwarze Krusten, die durchaus übereinstimmen mit gewissen auf Eichenblättern zu beobachtenden Rußtauüberzügen. Auch das mikroskopische Bild ist genau das gleiche, d. h. das die Tonstückchen überziehende Pilzmycel ist in zahllose Coniothecien zerfallen. Jedes dieser Gebilde sproßt — in Nährlösung oder Nährgelatine übertragen — in der gleichen

Weise aus wie in der freien Natur entnommene Coniothecien, d. h. es entstehen Keimschläuche, die zuerst farblos sind und massenhaft Sproßzellen abschnüren, später braun und perlschnurförmig werden (Fig. 4).

Auch die auf mit Nährstofflösung getränktem Sonnenrosenmark erhaltenen Kulturen geben durchaus die Verhältnisse wieder, die man in der Natur findet (Fig. 5). Desgleichen die Kulturen auf Holz. Die Coniothecien erreichen hier oft stattliche Dimensionen (1 mm im Durchmesser)[1]), ebenso auf sterilisierten Blättern (Fig. 6).

Fig. 5. Fig. 6.

Fig. 5. Schwarzes kurzgliedriges Mycel und Conithecien von Demat. pullulans. In Reinkultur auf mit zuckerreicher Nährlösung getränktem Sonnenrosenmark. Vergr. 600.

Fig. 6. Conithecien von Demat. pullulans auf sterilisierten Epheublättern, in Reinkultur. Vergr. 200.

Die Schleimbildung. Dematium pullulans vermag unter gewissen Umständen beträchtliche Mengen von Schleim zu bilden und ist dadurch (vgl. pag. 71) vorzüglich zu epiphytischer Lebensweise befähigt. Die Verschleimung kann soweit gehen, daß die Nährflüssigkeit fadenziehend wird. Bekanntlich verursacht D. pullulans die zähe Konsistenz der ungehopften Bierwürze. Wird der Pilz in zuckerreicher Nährlösung gezogen, so entsteht häufig ein Bodensatz, der aus einzelnen braunen Zellen oder aus kurzen Zellreihen und einem dieselben umhüllenden zähen Schleim gebildet ist.

1) Tulasne bildet in seinem schönen Werk (1861) auf Taf. 34 bei Capnodium salicinum Coniothecien ab, welche durchaus denjenigen von Dematium pullulans entsprechen. Ob ihm dabei wirklich das echte Capn. salicinum, und zwar rein oder mit Dematium gemischt vorgelegen hat, muß natürlich dahingestellt bleiben.

Über den Schleim von Dem. pullulans vgl. die Angaben von G. Smith (Zentralbl. f. Bakt. u. Parasitenk. 1906). Bildet Dem. pullulans Luftmycel, was namentlich bei Kultur auf Mohrrüben der Fall ist, so erscheint der von dem Mycel ausgeschiedene Schleim in Form von unregelmäßigen höckerigen Protuberanzen an der Außenseite der Mycelzellwände.

Abhängigkeit der Entwicklung von Dem. pullulans vom Salzgehalt des Substrats.

Es ist oben schon hervorgehoben worden, daß Dem. pullulans als Rußtau eine auffallend starke Entwicklung an Alleebäumen (Linde, Ahorn, Eiche) zeigt. Dies ist um so merkwürdiger als doch gerade hier die Bedingungen für die epiphytische Lebensweise infolge großer Lufttrockenheit nicht gerade die günstigsten sind.

Andererseits könnten vielleicht folgende Momente als der Rußtaubildung günstig angesehen werden (vorausgesetzt, daß durch Blattläuse eine hinreichend starke Honigtauschicht erzeugt worden ist):

a) Auf Straßen und Alleen mit starkem Verkehr ist die Luft sehr bewegt, demgemäß wird viel Staub und mit diesem viele Pilzkeime aufgewirbelt, die dann, auf die Blätter auffallend, zur Keimung gelangen und „Rußtau“ bilden können. Daß dann die Rußtauvegetation hauptsächlich aus Dematium besteht, durfte seinen Grund in der Fähigkeit dieses Pilzes, konzentrierte Zuckerlösungen zu verarbeiten, begründet sein (s. oben).

b) Man könnte sich vorstellen, daß der aufgewirbelte und auf den honigtaubedeckten Blättern sich ablagernde Staub insofern für die Rußtauentwicklung günstig wäre, als dadurch das Mineralstoffbedürfnis der Rußtaupilze besser befriedigt wird, als wenn die Blätter mit reinem Honigtau bedeckt sind.

Um zu ermitteln, welchen Einfluß der Salzgehalt des Substrats auf die Entwicklung von Dematium pullulans hat, wurden folgende Versuche angestellt:

Sproßzellen aus einer Reinkultur von Demat. pullulans wurden

α) in eine reine Zuckerlösung (10%)

β) in eine solche, die gleichzeitig $\frac{10}{1}$ Knop'sche Nährlösung enthielt (in beiden Fällen hängende Tropfen in einer feuchten Kammer!)

In α bildete sich vorwiegend und nicht sehr reichlich Mycel und nur spärlich Sproßzellen,

in β dagegen entwickelte sich eine üppige Sproßconidienvegetation.

Nach einigen Tagen war der Unterschied schon makroskopisch sehr auffallend.

Der Versuch wurde mehrmals mit gleichem Ergebnis wiederholt.

Es kann daher wohl kein Zweifel bestehen, daß ein hoher Salzgehalt des Substrats die Entwicklung des D. pullulans sehr begünstigt und vielleicht steht das besonders üppige Wachstum des Dematiumrußtaus auf Blättern von Allee- und Straßenbäumen damit in Zusammenhang.

Was ist Dematium pullulans?

Die Frage erscheint paradox, nachdem ausgeführt wurde, daß D. pullulans zweifellos ein sehr häufiger Bestandteil des Laubholzrußtaus ist; und doch ist sie berechtigt. Wir kennen den Pilz nur als einen Organismus, welcher in zuckerhaltigen Nährlösungen sproßzellenbildende Mycelien bildet, unter Umständen auch dickwandige kurzgliedrige Dauermycelien erzeugt. Wir wissen aber nicht, zu welchem höheren Ascomyceten D. pullulans (als Nebenfruchtform) gehört. Brefeld sprach sich vermutungsweise für Sphaerulina intermixta aus mit dem Hinweis, daß dieser letztere Pilz in zuckerhaltigen Nährlösungen Sproßmycelien bildet, welche von denjenigen des D. pullulans nicht zu unterscheiden sind. Ich möchte aber daran erinnern, daß derartige Sproßmycelien von zahlreichen anderen Ascomyceten (sowie wohl auch von Basidiomyceten gebildet werden), wie ein Blick auf die Tafeln in Brefelds bekanntem Werk lehrt (conf.: Calosphaeria taediosa, Dothidea polyspora, D. puccinioides, Phacidium abietinum, Tympanis pinastri u. a).

Diese Sproßmycelien dürften, wenn sie nebeneinander in einer Nährlösung auftreten, kaum voneinander zu unterscheiden sein. Wer garantiert uns also, daß das, was wir aus einem Rußtau als Dematium pullulans isolieren. wirklich ein einheitlicher Organismus ist? In der Tat scheint mir das sogenannte Dematium pullulans ein wahrer Proteus zu sein. Denn in den zahlreichen Kulturen, welche ich im Lauf von mehreren Jahren — durch Aussaat von Rußtaufragmenten — erhalten habe, zeigen sich bei im großen und ganzen zweifelloser Übereinstimmung gewisse minimale Unterschiede, über deren Bedeutung ich mir nie recht klar wurde: Sind dieselben der Ausdruck einer gewissen Verschiedenheit von Stämmen einer und derselben Pilzart, oder weisen dieselben auf verschiedene Arten hin, die nur in zuckerreichen Lösungen gleichartige Sproßmycelien bilden?

Die Frage muß noch offen bleiben, und es bedarf weiterer Untersuchungen, um zu entscheiden, ob wirklich das im Rußtau so ver-

breitete Dematium pullulans eine regelmäßig wiederkehrende bestimmte Art ist, oder eine mehr oder weniger gleichartige Wuchsform verschiedener Pilze darstellt.

Wahrscheinlicher ist das letztere: es wäre dies ein weiterer Hinweis darauf, daß als Rußtauorganismen zahlreiche Pilze in Betracht kommen, sofern sie nur in konzentrierten Zuckerlösungen braune kurzgliedrige Mycelien bilden. (Vgl. die ähnlichen Resultate bei der Zerlegung des Tannenrußtaus in seine Komponenten.)

2. Cladosporium herbarum.

Dieser weitverbreitete Pilz ist zwar in Rußtauüberzügen lange nicht so häufig vertreten wie das oben beschriebene Dem. pullulans, immerhin scheint er zu den bemerkenswerteren Komponenten zu gehören, wie schon Schostakowitsch (1895) ausgeführt hat.

Ich fand ihn häufig im Eichen- und Lindenrußtau, sowie im Fichtenrußtau (s. pag. 89), ferner in einem schwarzen Pilzüberzug auf Laurus nobilis (Zimmerpflanze).

Möglicherweise ist manches, was ich als Cladosporium herbarum angesprochen habe, Hormodendron cladosporioides. In Rabenhorst, Kryptogamenflora, 2. Aufl., Bd. VIII, pag. 801, 1907 werden die beiden Arten identifiziert, während Schostakowitsch (l. c.) sie als zwei verschiedene, aber einander zweifellos sehr ähnliche Pilze auseinanderhält.

Der von mir wiederholt reingezüchtete Pilz wächst nicht gut auf hochkonzentrierten Lösungen, was für Cl. herbarum sprechen würde. Denn nach Schostakowitsch liegt das Maximum der Rohrzuckerkonzentration für Cl. herbarum bei 25%, für H. cladosporioides bei 75%.

Auch die von Schostakowitsch angegebene Bildung von Conidienträgern aus Conidien, wenn diese an der Oberfläche des Tropfens schwimmen, habe ich wiederholt beobachtet, allerdings gerade auf hochkonzentrierten Lösungen, während Schostakowitsch diese Erscheinung auf Tropfen von destilliertem Wasser feststellte.

Altes Cladosporiummycel zeigt braune, stark verdickte Zellwände und einen reichen Inhalt an Öltröpfchen, ähnlich wie bei Dematium pullulans.

Es verdient erwähnt zu werden, daß dieser Gehalt an fettem Öl um so größer ist, je zuckerreicher die Nährlösung ist. Offenbar besitzt dieser Pilz — wie wohl mehrere andere — die Fähigkeit, Kohlehydrate in fettes Öl zu verwandeln und als solches zu speichern.

Mycelhäute, die auf zuckerreichen Nährlösungen entstanden sind, getrocknet und in eine Gasflamme gebracht, erzeugen einen intensiven Geruch von zersetztem Fett.

Als Fettbildner, ähnlich wie die Lindnersche „Fetthefe", die eigentlich ein Endomyces ist, kommt Cladosporium herbarum nicht in Betracht, weil der Pilz auf konzentrierten Zuckerlösungen nur sehr langsam wächst.

3. Hormiscium pinophilum Nees.

Syn.: Hormiscium pithyophilum Sacc., Monilia Piceae Funck, Torula pinophila Chev., Antennaria pinophila Nees.

Dieser Pilz ist der quantitativ weitaus wichtigste Bestandteil des Tannenrußtaus. Die mehr oder weniger mächtigen schwarzen Polster und Flocken, welche sich an Tannenzweigen finden und dieselben oft vollkommen einhüllen, bestehen der Hauptsache nach aus dem Mycel dieses Pilzes. Freilich findet er sich nur äußerst selten rein. In weitaus den meisten Fällen sind die derben, Insektenfühler-ähnlichen Myceläste vom Mycel anderer Pilze umsponnen, und da die letzteren auf Nährgelatine meist besser und schneller wachsen als das Hormiscium, so erhält man bei der Aussaat kleinster Mycelfragmente fast stets mehr oder weniger reine Kulturen eben dieser Beimengungen, und nur sehr selten solche des Hormiscium.

Fig. 7. Ausgewachsener Mycelast von Hormiscium pinophilum. Vergr. ca. 400.

Die häufigsten Beimengungen des Horm. pinophilum sind, wie die Aussaaten lehrten: Dematium II, Triposporium sp., Coniothecium sp., Botryotrichum sp., Gyroceras sp. u. a.

Von den Systematikern wird Horm. pinophilum als Nebenfruchtform zu Antennaria pinophila gezogen[1]), obwohl niemals Perithecien gefunden worden sind.

1) v. Höhnel spricht sich in seinen Fragmenten, VIII, pag. 2 und 41 darüber aus, was seiner Ansicht nach Apiosporium pinophilum Fuckel ist:
pag. 5: „A. pinophilum ist (wie A. Fumago) eine Leptostromazee."
pag. 41: „Antennaria pinophila (= Apiosp. pinophilum) gehört nicht in die Gattung Antennaria, da die offenbar dazu gehörigen Pycniden,

Übrigens ist das was in der mykologischen Systematik als Spore bzw. als Sporenkette bezeichnet wird, in Wirklichkeit keine Spore[1]), sondern das vegetative Mycel. Die eigentlichen Sporen (Conidien) sind bisher, allem Anschein nach, überhaupt noch nicht beobachtet worden. Sie werden auch nur in einer kurzen Periode der Entwicklung des Pilzes gebildet und haben sich daher wohl der Beobachtung entzogen.

Fig. 8. Conidientragender Mycelast von Hormiscium pinophilum (in der Natur). Ges. am 20. Juni 1916. Vergr. 600.

Im Juli 1916 fand ich bei Kipsdorf an einigen Tannen, die mit Rußtau bedeckt sind, eine reichliche Conidienfruktifikation. Die Conidien bilden sich in Gestalt traubig gehäufter Klumpen an den obersten Zellen derber Myceläste, so wie Fig. 8 darstellt; sie sind ungleich zweizellig, und zwar ist die obere Zelle die kleinere. In Nährgelatine keimen sie äußerst träg und wachsen zu einem kurzgliedrigen, reich verzweigten Mycel heran.

---

die man auf den Tannennadeln findet, flach und radiär gebaut sind . . . . . Der Pilz dürfte eine Microthyriazee sein, mit einer Torula nebenfruchtform."

Wer bürgt v. Höhnel dafür, daß die von ihm zusammen beobachteten Pilze (Mycel und Pycniden) tatsächlich zu einem und demselben Organismus gehören? Wenn er den Zusammenhang nicht mittels der Reinkultur nachgewiesen hat, ist das, was er ausspricht, nichts als eine leere Behauptung. Nach meinen Erfahrungen ist es im höchsten Grade wahrscheinlich, daß das Apiosporium-Mycel und die flachen Pycniden nicht zusammen gehören.

Einmal (im Püttlachtal, fränk. Schweiz) habe ich auch auf mit Hormiscium pinophilum bedeckten Tannennadeln flache schildförmige Pycniden gefunden. Leider gelang es mir nicht, den (unreifen) Inhalt derselben zum Auswachsen und zur Bildung von Mycel zu bringen, so daß ein Nachweis der Beziehungen beider Pilze nicht geführt werden konnte.

1) So sagt auch v. Höhnel (Fragmente, VIII, pag. 41) von der Antennaria scoriadea (vgl. pag. 68), deren Mycel dem des Horm. pinophilum zum Verwechseln ähnlich ist: „A. scoriadea scheint . . . . . eher ein eigentümliches Helminthosporium mit bis 160×16 μ großen, schwarzbraunen bis 16zelligen Conidien zu sein." Allerdings haben die derben braunen Myceläste eine große Ähnlichkeit mit den vielzelligen Sporen von Gyroceras Celtidis; hier handelt es sich tatsächlich um langgestreckte gekrümmte Sporenketten, die sich vom zarten Träger ablösen, und deren jede Zelle in geeigneten Nährlösungen unter Bildung eines fast hyalinen Mycels keimen. Hormiscium aber bildet nie etwas anderes als ein aus perlschnurartig aneinandergereihten Zellen zusammengesetztes Mycel.

Die Entwicklung eines solchen Mycels aus einer Spore Schritt für Schritt verfolgt, ist in Fig. 9 dargestellt. Es geht aus dieser Darstellung hervor, daß jeder Mycelast durchschnittlich nur eine Zelle an jedem Tage bildet.

Fig. 9. Keimung einer Conidie und Entwicklung eines Mycels von Hormiscium pinophilum (in Reinkultur). *1* am 10./VII., *2* am 12./VII., *3* am 13./VII., *4* am 14./VII., *5* am 15./VII., *6* am 16./VII., *7* am 17./VII., *8* am 23./VII. Vergr. 300.

Ähnlich langsam ist das Wachstum auch an abgelösten Mycelstücken, wenn es überhaupt gelingt, solche zum Auswachsen zu bringen (Fig. 10), was sehr selten ist.

Fig. 10. Entwicklung eines Mycelstücks von Horn. pinophilum auf Dextrosenährgelatine im Laufe von 10 Tagen. Vergr. 300.

Größere Kulturen erzielte ich mit diesem Pilz leider nicht. Ich übertrug zahlreiche aus Conidien (oder Mycelfragmenten) entstandene Mycelien (von der Größe der in Fig. 9 und 10 dargestellten) aus den hängenden Tropfen in Freudenreichkölbchen mit Möhren, Gelatine u. dgl., und hatte stets den Erfolg, daß sie von da an überhaupt nicht mehr weiterwuchsen, sondern allmählich abstarben. Das Mycel dieses Pilzes scheint also gegen jede Störung des Wachstums äußerst empfindlich zu sein.

Ich hoffe indessen später doch noch — von Conidien ausgehend — größere Mycelien erziehen zu können; wenigstens scheinen die aus Conidien entstandenen Mycelien lebenskräftiger zu sein als die aus Mycelfragmenten hervorgegangenen, welche ihr Wachstum oft ohne jede erkennbare Ursache nach einiger Zeit einstellen.

Dieses langsame und überempfindliche Wachstum des Hormiscium-mycels ist um so merkwürdiger als gerade dieser Rußtaupilz in der Natur Dimensionen erreicht, welche die der anderen Kommensalen weit übertreffen. Es scheint mir übrigens, daß der Pilz in der Natur weit weniger trägwüchsig ist als in künstlicher Kultur, sonst könnten die Mycelflocken, die man an einjährigen Tannentrieben findet, nicht so stattliche Dimensionen erreichen, wie dies tatsächlich oft der Fall ist.

Als besonders bemerkenswert möchte ich hervorheben, daß Hormiscium pinophilum niemals farbloses oder langgliedriges Mycel bildet, sondern stets ein aus mehr oder weniger isodiametrischen, meist kugeligen Zellen gebildetes Mycel, das sich sehr bald rauchgrau und zuletzt braunschwarz färbt.

Die einzelnen Myceläste sind ziemlich starr und sehr gebrechlich, bilden häufig dicht verfilzte Klumpen von stattlichen Dimensionen, welche das Niederschlagswasser bzw. Nebelbläschen energisch festhalten — wobei schleimige Ausscheidungen mitwirken mögen — und so günstige Bedingungen für epiphytisches Wachstum schaffen.

Das vegetative Mycel von Antennaria ericophila, von Scorias spongiosa, von Antennaria scoriadea (s. pag. 68) ist von demjenigen des Hormiscium pinophilum nicht zu unterscheiden. Es wird weiteren Untersuchungen vorbehalten sein, die genannten Pilze auf Grund von Reinkulturen untereinander zu vergleichen.

4. Dematium II.

Als Dematium II bezeichne ich (vorläufig) einen im Tannenrußtau sehr häufig vertretenen Fadenpilz, welcher auf Gelatineplatten Kulturen bildet, die den Kulturen von Dematium pullulans ähnlich sind, aber die Gelatine nicht oder nur wenig verflüssigen.

Auch das Mycel beider Pilze ist in der Ausbildung der Hyphen sehr ähnlich. Indessen bildet Dematium II viel spärlicher Sproßconidien (an den Mycelfäden) und hefeartige Sprossung der Conidien habe ich bei diesem Pilz überhaupt nie beobachtet. Die Sproßconidienbildung ist (wie bei D. pullulans) in nährsalzreicher Lösung reichlicher als in reiner Zuckerlösung.

Vorkommen: sehr häufig auf rußtaubedeckten Tannennadeln

(Kipsdorf, Louisenburg, Püttlachtal, Schellerhau). Der Pilz fehlt kaum jemals bei der Aussaat kleiner Fragmente in hängende Gelatinetropfen[1]).

Zur weiteren Charakteristik des Pilzes, der in den Reinkulturen nie etwas anderes als Mycel, farblose Sproßconidien und Zellklumpen gebildet hat, möge folgendes dienen: Wachstumsgeschwindigkeit groß (vgl. pag. 136). Auf Mohrrüben, mit Dextrosenährlösung imprägnierten Stückchen von Holz oder porösem Ton schwarzbraunes, an der Oberfläche etwas grauflockiges Mycel; häufig treten die Mycelfäden zu Coremien zusammen, die an ihrer Oberfläche wieder in ein wirres Geflecht von grauflockigen Mycelfäden auslaufen. Ähnliches beobachtet man auf (hängenden) Gelatineplatten, d. h. braunes, langgliedriges, rötlichbraunes Mycel, das mit zunehmendem Alter kurzgliedrig wird. Einzelne der kräftigeren Mycelfäden erheben sich in die Luft und bilden wirre flockige Mycelknäuel.

Auf sterilisierten Blättern erzeugt der Pilz außer dem braunen Mycel kugelige Klümpchen (ähnlich denjenigen von Dem. pullulans), die aus kurzgliedrigen dicken braunen Zellreihen oder Zellklumpen bestehen und eine überraschende Ähnlichkeit besitzen mit den Zellklumpen von Coniothecium crustaceum (s. d.), die aber, in Nährgelatine gebracht, wieder zu Mycel auswachsen.

Es sind, wie man sieht, recht wenig charakteristische Züge[2]), durch welche dieser Pilz gekennzeichnet werden kann, und ich war oft versucht, ihn angesichts des Mangels typischer Fruktifikation in dieser Beschreibung ganz wegzulassen (wie ich ja auch mehrere andere, wiederholt gefundene, aber schlecht charakterisierbare Pilze nicht weiter untersucht habe). Aber gerade bei dem als Dematium II bezeichneten Pilz sehe ich mich veranlaßt, eine Ausnahme zu machen. Denn wie

1) Vgl. die Analysen pag. 86 u. f. sowie die nachstehenden Aufnahmen:

10. XII. 1915. In 10 Tropfen Atichia-ähnliche Zellklumpen von Tannennadel (Kipsdorf) — in allen Dematium II.

IV. 1916. Tannennadel (Püttlachtal). Frequenzfaktor $\frac{3}{8}$.

8. X. 1916. Tannennadel (Kipsdorf). Frequenzfaktor $\frac{3}{8}$.

20. V. 1916. Tannenzweig (Hirschsprung). Frequenzfaktor $\frac{5}{6}$.

25. X. 1916. Tannennadel (Kipsdorf). Frequenzfaktor $\frac{2}{6}$.

2) Wenigstens eignen sich dieselben nicht, um darauf eine die Systematiker befriedigende Diagnose zu begründen. Ich selbst kann den Pilz vermöge der eben geschilderten Merkmale stets mit voller Sicherheit zu identifizieren.

schon erwähnt, ist er ein fast nie fehlender Bestandteil des Tannenrußtaus, im besonderen als Begleiter des Hormiscium pinophilum.

Untersucht man in der Natur gewachsene Myceläste von H. pinophilum unter dem Mikroskop, so wird man beobachten, daß die mächtigen insektenfühlerähnlichen Myceläste fast stets von einem feineren mehr hellbraunen Mycel begleitet und umwachsen sind, das man zunächst für eine jüngere Entwicklungsform des Hormisciummycels zu halten geneigt sein möchte.

Dies kann aber nicht zutreffen; denn als es mir — nach vielen vergeblichen Versuchen — schließlich gelang, das Hormiscium in Nährgelatine zum Auswachsen zu bringen, zeigte sich (wie oben ausgeführt), daß dieser Pilz überhaupt kein langgliedriges Mycel zu bilden vermag, sondern nur kurzzellige Hyphen bildet, und überaus langsam wächst.

Fig. 11. Mycel und Dauermycel (*b*, *c*) von Dematium II. Vergr. 600.

Umgekehrt erhält man bei der Aussaat von Hormiscium ästen in Gelatine fast stets Kolonien von langgliedrigem Mycel, die zum größten Teil aus dem als Dematium II bezeichneten Pilz (daneben auch Triposporium sp., Monilia sp. u. a.). bestehen.

Ich zweifle nach meinen stets mit gleichem Erfolg wiederholten

Versuchen nicht mehr daran, daß jenes zarte, die Hormisciumäste umwachsende und fast nie fehlende Mycel eben dieses Dematium II ist.

Da nun das Hormiscium pinophilum spröde, leicht abbrechende Myceläste bildet, die auf geeignetem Substrat wieder zu selbständigen Individuen heranwachsen, und da diese Myceläste fast immer von dem Mycel des Dematium II umwachsen sind, so ist ohne weiteres klar, daß der letztere ein treuer, sozusagen unzertrennlicher Begleiter des Hormiscium ist.

In einigen meiner Kulturen — auf sterilisierten Tannenzweigen — fand ich dicke kurzzellige Myceläste des Dematium II, die vollkommen denjenigen des Hormiscium gleichen (Fig. 11), so daß man fast vermuten könnte, Hormiscium sei doch vielleicht nur eine besondere Wuchsform des Dematium II. Aber wenn diese Hormiscium-ähnlichen Myceläste des Dematium in Gelatine übertragen wurden, wuchsen sie wieder zu dem normalen, oben beschriebenen Mycel (des Dematium II) aus, während ja — wie oben ausgeführt wurde — Hormiscium nicht imstande ist, ein anderes als das charakteristische kurzgliedrige (rosenkranzförmige) Mycel zu bilden.

5. Hormiscium II.

Als Hormiscium II bezeichne ich vorläufig einen Pilz aus der Familie der Torulazeen, der große Ähnlichkeit mit Hormiscium pinophilum besitzt und auch in Gesellschaft des letzteren angetroffen wird.

Vorkommen: Im Tannenrußtau auf Nadeln

a) Kipsdorf, 20. Okt. 1916: $F = \frac{8}{21}$

b) Louisenburg, 25. April 1916: $F = \frac{3}{12}$

sowie einmal in Material von Schellerhau.

Mit Hormiscium pinophilum hat er gemeinsam, daß er nur kurzzelliges gedrungenes Mycel bildet — niemals langzelliges, fadenförmiges! Infolgedessen ist er langsamwüchsig, zeigt Neigung zu sehr reicher, aber dicht gedrängter Verzweigung und bildet schließlich dicke, schwarze Klumpen, ähnlich dem Coniothecium (s. pag. 121). Aber er ist in allen Teilen kleiner als Hormiscium pinophilum, — die Zellen erreichen niemals die gewaltige Größe wie bei letzterem — außerdem sind die einzelnen Myceläste weniger rauchgrau, als vielmehr gelbgrün bis braun gefärbt und die ältesten Zellen etwas warzig punktiert.

Vor allem unterscheidet er sich aber von der anderen Hormiscium-art dadurch, daß er auf künstlichem Substrat — Gelatine, konzentrierte Zuckerlösung — viel besser wächst als jenes.

Die Sporenbildung — die auch in den Reinkulturen verfolgt werden konnte — ist vollkommen gleich wie bei Hormiscium pinophilum, d. h. an den derben Mycelästen entstehen durch seitliche Sprossung zweizellige, eiförmige Conidien von 10 μ Länge und 8 μ Breite (gegenüber 18×12 μ bei Hormiscium pinophilum) (Fig. 2).

Eine genaue Bestimmung des Pilzes war mir bisher nicht möglich, und dürfte auch kaum durchführbar sein, da die Beschreibungen der schon aufgestellten Arten zu unvollständig sind. Große Ähnlichkeit scheint der Pilz mit Hormiscium antiquum Corda zu haben, das aber eben auch nur sehr unvollkommen bekannt ist. Namentlich würde für Identitat sprechen die Angabe, daß die in der Natur vorkommenden Massen staubig-wolliges Aussehen haben.

Auch die Größe der die Mycelästen zusammensetzenden Zellen (ca. 10 μ dm.) — gegenüber 20 μ bei Hormiscium pinophilum — stimmt bei beiden überein.

6. Gyroceras fumagineum n. sp.

Dieser Pilz zeigt so recht deutlich, wie notwendig zur scharfen Unterscheidung und Zerlegung des in einer Rußtaudecke auftretenden Pilzgemenges die Reinkultur ist. In einem gewissen Stadium ist er nämlich kaum zu unterscheiden von dem als Hormiscium II bezeichneten Pilz. In Wirklichkeit ist er aber — wenigstens in der Reinkultur — von ihm sehr leicht zu unterscheiden. Denn er bildet zuerst ein langhinkriechendes, ziemlich schnellwüchsiges, langgliedriges Mycel, an welchem schließlich kurzgliedrige, torulaähnliche,

Fig. 12. Hormiscium II. Rechts ein Mycelast mit reifen Conidien, links zwei junge aus Conidien (in Reinkultur) entstandene Mycelien. Vergr. 600.

dunkelgefärbte Conidienträger entstehen, welche den Myceliästen des Hormiscium II zum Verwechseln ähnlich sind.

Vorkommen: ich fand diesen Pilz zweimal. Das erstemal im Tannenrußtau in der Nähe von Hirschsprung bei Altenberg im Erzgebirge, und zwar an Zweigen, welche mit einem dicken schwarzen, aus Coniothecium, sowie Algenzellen bestehenden Überzug bedeckt waren. Das zweitemal als Nadelüberzug an einer Kiefer im Elbtal bei Wehlen.

Aus beiden Ausgangsmaterialien wurde dieser Pilz rein herausgezüchtet. Die vollkommene Übereinstimmung in morphologischer und kultureller Hinsicht läßt keinen Zweifel darüber, daß es sich in beiden Fällen um eine und dieselbe Pilzart handelt.

Die charakteristischen Züge dieses Pilzes sind aus Fig. 13 ersichtlich, die nach einer hängenden Tropfenkultur hergestellt ist. An dem fast farblosen oder schwach gefärbten feinen fadenförmigen Mycel entstehen aufrechte, mehr oder weniger hornartig gekrümmte oder gewundene, dunkel gefärbte Äste, die aus gedrungenen Zellen zusammengesetzt sind, und an welchen hier und da die 1—nzelligen Conidien ihren Ursprung nehmen. Zweifellos können aber auch diese gedrungenen Myceläste selbst, wenn sie abfallen, wie Sporen auskeimen.

Fig. 13. Gyroceras fumagineum. Bestandteil des Tannen- und Kiefernrußtaus, in Reinkultur gezüchtet. Vergr. 600.

Der Pilz hat sehr große Ähnlichkeit mit der guten Art Gyroceras Celtidis, welche ich vor Jahren einmal in Istrien auf Celtis australis fand und damals in Reinkultur züchtete. Ich konnte damals nachweisen, daß die braunen Myceläste, die gewöhnlich als vielzellige Sporen angesprochen werden, ebenso wie bei dem uns hier beschäftigenden Rußtaupilz an einem langfadenförmigen schwach gefärbten Mycel entstehen.

Ich stehe deshalb nicht an, den oben beschriebenen Pilz als eine Gyroceras-Art aufzufassen, und nenne ihn

Gyroceras fumagineum Neger [1]).

1) Die Gattung Gyroceras steht den Gattungen Torula und Hormiscium wohl sehr nahe. Die Abgrenzungen sind sehr unnatürlich, sie stützen sich

7. Triposporium pinophilum Neger.

Als Bestandteil einer Rußtaudecke wird die Gattung Triposporium in der Literatur wiederholt erwähnt.

Bernard (1907) beschreibt als Capnodium stellatum einen auf Blättern von Citrus lebenden Pilz mit Triposporium-ähnlichen Sporen, neben Capnodium javanicum und einer Seuratia, auf dem gleichen Substrat auftretend. Bernard vermutet, daß es sich um eine Mischung verschiedener Pilze handelt. Kulturversuche scheint er nicht angestellt zu haben.

Ferner wird ein Triposporium im Zusammenhang mit Rußtaupilzen von v. Höhnel erwähnt (Fragmente z. Mykologie, VIII, 1909), nämlich:

pag. 5: Apiosporium tremulicolum Fuck hat ein hellbraunes Mycel, welches kleine blasse Triposporium-Conidien bildet[1]).

pag. 37: Limacinula samoënsis v. H. . . . . an diesen Hyphen sitzen zerstreut Triposporium-Conidien.

Ich selbst fand ein Triposporium als einen häufig wiederkehrenden Bestandteil des Tannenrußtaus, wie die nachstehend beschriebenen Aussaaten (und Frequenzfaktoren) erkennen lassen:

a) Tannenrußtau (Kipsdorf, 8. Sept. 1916): $F = \frac{9}{11}$

b) Ebenda, 20. Okt. 1916: $F = \frac{3}{12}$

c) Fichtenrußtau (Tharandt, 10. Okt. 1916): $F = \frac{18}{26}$

---

auf mehr oder weniger leichten Zerfall der Conidienketten, sowie auf die Form derselben (gerade oder gebogen). Gekrümmte Conidienketten gibt es aber auch bei Hormiscium (z. B. H. stilbosporum) und außerdem ist das, was als Conidienkette aufgefaßt wird, unter Umständen Conidienträger (s. Fig. 13), kann aber allerdings auch durch Zerfall in die einzelnen Zellen zur Conidienkette werden. Man sieht aus diesem Beispiel, wie wenig brauchbar die in der Systematik der Fungi imperfecti angewandten Kriterien zur Gliederung der Gruppen sind.

1) Aus den Angaben von v. Höhnel ist freilich nicht viel Sicheres zu entnehmen. Das Apiosporium tremulicolum, welches ihm zur Untersuchung vorlag, ist höchst wahrscheinlich ein Gemisch von mehreren Pilzen, darunter ein Triposporium-sporenbildender! Pag. 42 (Fragmente, VIII) meint v. Höhnel bei der Besprechung des Familiencharakters der Capnodiazeen: „sie sind ausgezeichnet durch das oberflächliche Wachstum, die reiche Entwicklung eines braunen Mycels, welches sehr verschieden gestaltete Conidienbildungen (Torula, Triposporium, Helminthosporium usw.) besitzt."

Daß die von ihm zusammen beobachteten Conidienbildungen zu verschiedenen nebeneinander wachsenden Pilzen gehören könnten, scheint v. Höhnel nicht in Erwägung gezogen zu haben.

Außerdem fand ich Triposporium wiederholt im Tannenrußtau (Louisenburg), sowie einmal in der sächsischen Schweiz (bei Aussat auf Nährgelatine).

Das aus Triposporiumsporen (Fig. 14) heranwachsende Mycel wächst ziemlich langsam (s. Fig. 15) und bildet auf Dextrosenährgelatine sowie auf anderen Substraten mehr oder weniger kugelige Polster. Es hat eine Wachstumseigentümlichkeit, an der man es unter hunderten von anderen Mycelien jederzeit mit Leichtigkeit wieder erkennen kann, nämlich es ist im höchsten Grad „sperrig" (Fig. 16). In dieser Wachstumsweise spiegelt sich gewissermaßen der „sperrige" Charakter der Conidien vollständig wieder.

Fig. 14.

Fig. 15.

Fig. 14. Triposporium pinophilum. Mycel mit drei- bis vierstrahligen Conidien, in Reinkultur entstanden. Vergr. 600.

Fig. 15. Triposporium pinophilum. In Nährlösung keimende Conidie. Vergr. 600.

An diesem Merkmal kann also Triposporiummycel, wenn es sich in Gelatineplatten — bei Aussaat kleinster Fragmente — einstellt, mit absoluter Sicherheit erkannt werden. Übrigens bildet es auch bald — bei Erschöpfung des Ernährungstropfens — die charakteristischen drei- bis vierstrahligen Conidien, und zwar meist in Reihen an einem und demselben Mycelast (Fig. 14).

---

1) Triposporiumsporen fand ich auch in der Gesellschaft der südchilenischen Antennaria scoriadea (l. c. 1895).

Fig. 16. Triposporium pinophilum. Charakteristisches steif-sperriges Mycel, auf Nährgelatine, im hängenden Tropfen. Vergr. 300.

Fig. 17. Triposporium pinophilum. Chalaraähnliche Conidienbildung, auf Nährgelatine (hängende Tropfen). Vergr. 600.

Der Pilz läßt sich leicht kultivieren, das Mycel ist farblos, später mehr rauchgrau. In diesem Stadium runden sich die Zellen des Mycels mehr ab, werden ziemlich dick, bekommen körnigen Inhalt und fangen an, ein mehr Torula-artiges Aussehen zu erlangen.

An Mycelien, die ich durch Aussaat von je einer Triposporiumspore erhalten habe, beobachtete ich nun noch eine zweite kaum weniger charakteristische Conidienfruktifikation, nämlich in Reihen angeordnete flaschenförmige kurze Myceläste, die im großen und ganzen dem Chalaracharakter entsprechen (Fig. 17).

Nicht selten treten Chalara- und Triposporiumfruchtformen an einem und demselben Mycelast auf, letztere am älteren, erstere am jüngeren Teil desselben; bald herrscht die Chalara-, bald die Triposporiumfruchtform vor.

Wenn die Chalaraflaschenäste frei in die

Luft ragen, bildet sich ein kleines Köpfchen oder eine Ranke, aus mehreren farblosen, elliptischen Conidien zusammengesetzt. Bringt man ein solches Chalara-fruchtformenbildendes Mycel in Glyzerin und beobachtet bei starker Vergrößerung (600), so erkennt man, daß die Flaschenäste oben offen sind und die Conidien aus dem Innern der Flaschenausgestoßen werden.

Endoconidienbildung, so wie sie hier beschrieben wurde, kommt außer bei der schon genannten Imperfektengattung Chalara, noch an verschiedenen Stellen des Pilzsystems vor, z. B. bei dem von Münch beschriebenen Blaufäulepilz Endoconidiophora coerulea. Ob diese Pilze zueinander in irgendeiner Beziehung stehen, soll hier nicht erörtert werden. Jedenfalls steht das fest, daß unser Triposporium nebenbei auch eine Chalara-ähnliche Conidienbildung besitzt.

Wenn Triposporium ein häufig auftretender Bestandteil der Rußtaudecke der Tanne ist, so kann angenommen werden, daß der Pilz in hochkonzentrierten Zuckerlösungen zu wachsen vermag.

Fig. 18. Triposporium pinophilum. Kurzgliedriges Mycel (Dauerform), in konzentrierter Zuckerlösung (hängender Tropfen) entstanden. Vergr. 600.

Dies ist in der Tat der Fall. Allerdings hat die Übertragung von kräftig wachsendem Mycel in eine 40% Zucker enthaltende Nährlösung zunächst die Folge, daß das Wachstum vollkommen aufhört. Erst nach einigen Tagen setzt es wieder ein, und wenn sich das Mycel an die veränderten Ernährungsbedingungen gewöhnt hat, so bildet es auch kurzgliedrige, aus rundlichen, dunkelgefärbten Zellen gebildete Mycelschnüre (Fig. 13). Immerhin habe ich den Eindruck, daß Triposporium zu jenen Rußtaupilzen gehört, die weniger gut in konzentrierten Zuckerlösungen gedeihen.

Ich bezeichne den Pilz einstweilen als Triposporium pinophilum Neger und lasse dahin gestellt, ob er mit einer der wenigen, aber äußerst unvollkommen beschriebenen anderen Triposporium-Arten identisch ist.

8. **Torula** sp. (Fig. 19).

Vorkommen: auf Tannennadeln bzw. Zweigen in Gesellschaft von Hormiscium pinophilum.

a) Kipsdorf, 8. Sept. 1915: $F = \frac{5}{8}$

16. Mai 1916: $F = \frac{1}{11}$

b) Louisenburg, 25. April 1916: $F = \frac{5}{12}$

Außerdem auf Fichte (Kipsdorf), 8. Sept. 1916: $F = \frac{3}{11}$ und auf einem Tannenzweig (nicht in Begleitung von Horm. pinophilum) bei Schellerhau im Erzgebirge: $F = \frac{3}{10}$.

Fig. 19. Torula sp. *a* Mycel in gewöhnlicher Nährlösung. *b*, *c* Dauermycel in zuckerreicher Nährlösung. Vergr. 600.

Der Pilz ist zart, seine Mycelfäden haben ausgesprochen Monilia-charakter — er dürfte Torula monilioides oder auch T. chartarum nahestehen —, wächst langsam, bildet auf Gelatine oder Möhren kugelige Polster mit faltiger Oberfläche, dunkelbraun-schwarz mit sammetartig stumpfem Glanz.

Die einzelnen Mycelfäden bestehen aus kurzen Zellen (die etwa zweimal so lang als breit sind) von Tonnenform, häufig mit je einer geraden Querwand.

In konzentrierter Zuckerlösung wird das Mycel kurzgliedrig (Zellen ebenso breit oder breiter als lang) und dunkelfarbig mit farblosen, unvollkommen gegliederten Seitenästen. Bei leisem Druck zerfällt das Mycel in kleine Fragmente, die sofort wieder zu Mycel auswachsen.

9. **Helminthosporium** sp. (Fig. 20).

Vorkommen: im Tannenrußtau zusammen mit Hormiscium pinophilum und zwar:

a) Püttlachtal (fränk. Schweiz), 4. April 1916: $F = \frac{5}{11}$

b) Kipsdorf im Erzgebirge, 8. Sept. 1916: $F = \frac{3}{10}$

c) „ „ „ 20. Okt. 1916: $F = \frac{1}{21}$

d) Buschmühle im „ 20. Nov. 1916: $F = \frac{1}{15}$

Mycel jung, fast farblos, später gelbbraun-schwarz; Wachstum langsam; auf Gelatine bzw. Möhren entstehen kugelige oder längliche Polster von schwarzer Farbe. Am Mycel entstehen zahlreiche, seitlich oder endständig walzige, an beiden Enden abgerundete, gelbbraune Conidien mit je drei geraden Querwänden, nicht oder nur undeutlich eingeschnürt. Diese keimen leicht aus (aus allen vier Zellen) und bilden ein sehr bald aufs neue Conidien erzeugendes Mycel.

Fig. 20. Helminthosporium sp. Mycel mit vierzelligen Conidien. Vergr. 600.

In konzentrierter Zuckerlösung entstehen höchst eigentümlich gestaltete Dauermycelien, an welchen die Zellen oft breiter als lang und reich mit Öltropfen erfüllt sind (Fig. 21).

Fig. 21. Helminthosporium sp. in konzentrierter Zuckerlösung, Dauermycel bildend; Zellen reich an fettem Öl. Vergr. 600.

Diese Dauermycelien keimen leicht aus, wobei die einzelnen Zellen häufig alle nach einer Seite (rechts oder links) auswachsen.

Der Pilz erinnert hinsichtlich der Form der Conidien sehr an Clasterosporium carpophilum, er dürfte in die Gattung Clasterosporium oder Helminthosporium zu stellen sein.

10. Botryotrichum sp.

Nur sehr mit Vorbehalt stelle ich den hier zu behandelnden Pilz in die wenig sichere Gattung Botryotrichum, über die außerdem wenig bekannt ist.

(NB. Ich sandte Kulturen und Präparate an Herrn Prof. von Höhnel-Wien, der mir aber auch nicht helfen konnte. Meiner Ansicht nach handelt es sich jedenfalls um eine Dematiee aus der Verwandtschaft der Myxotrichellazeae (starke Schleimausscheidung des Mycels) oder Sarcopodieae (Conidien einzeln, aber in Trauben gehäuft). Die Insertion der Conidien ist wie bei Rhinocladium, aber die Conidien viel größer. Am nächsten scheint der Pilz der Gattung Botryotrichum zu kommen, wenigstens nach der Abbildung von Marchal (Bull. Soc. belg., XXIV, 1885). Da aber diese Gattung auch sehr wenig bekannt ist, und ein direkter Vergleich meiner Kulturen mit dem in der Natur beobachteten Material auch keine sicheren Schlüsse zuläßt, so muß ich mich darauf beschränken, die Unterbringung des Pilzes in der Gattung Botryotrichum als eine ganz fragliche und der Nachprüfung bedürftige zu bezeichnen.)

Der Pilz ist ein sehr häufiger Bestandteil des Tannenrußtaus, wie die folgenden Analysen zeigen:

a) Buschmühle, 20. Mai 1916: $F = \frac{2}{16}$

b) Kipsdorf, 15. Juni 1916: $F = \frac{7}{10}$, sowie in mehreren weiteren Aussaaten!

c) Püttlachtal, 20. April 1916: $F = \frac{5}{9}$

d) Luisenburg, 25. April 1916: $F = \frac{3}{10}$.

Fig. 22. Botryotrichum sp. Conidientragendes Mycel (in Dextrosenährlösung). Vergr. 300.

Hauptmerkmale des Pilzes sind:

Mycel kräftig, langgliedrig schnell wachsend, zuerst farblos, später rotbraun; schon im hängenden Tropfen entstehen an einzelnen Stellen des Mycels Häufchen von großen dickwandigen Conidien, die einzeln an kleinen zähnchenartigen Ausstül-

pungen des Mycels (wie bei Rhinocladium) entstehen, aber viel größer sind als bei den Arten dieser Gattung, auch größer als die Conidien von B. piluliferum, nämlich 17,5 bis 22,5 μ im Durchmesser haben, kugelrund oder etwas länglich eiförmig sind, und einen reichen Inhalt von Glykogen besitzen.

Fig. 23. Botryotrichum sp. Mycel mit mächtiger Schleimhülle (in Dextrosenährlösung, 30 % Zucker). Vergr. 300.

Was den Pilz außerdem vor allen anderen hier beschriebenen auszeichnet, das ist seine enorme Schleimentwicklung. Dieselbe zeigt sich, wenn das Mycel aus dem Substrat heraus in die Luft wächst; dann bedecken sich die einzelnen Mycelfäden mit einer ungleichmäßigen höckerigen Schleimmasse.

Wächst das Mycel untergetaucht, so löst sich der Schleim in der Nährlösung auf und diese wird fadenziehend (Fig. 23).

Auch die Keimung der Conidien ist ziemlich charakteristisch; bei derselben wächst der Keimschlauch im Kreise um die Conidie herum (Fig. 24). In konzentrierten Zuckerlösungen bildet der Pilz dicke braune Zellschnüre, welche von ähnlichen und unter ähnlichen Bedingungen entstandenen Gebilden des Dem. pullulans nicht zu unterscheiden sind. Auch diese sind in der Regel von einer dicken Schleimhülle umgeben (Fig. 25).

Fig. 24. Botryotrichum sp. Keimende Conidien. Vergr. 300.

Sehr gut wächst der Pilz auf sterilisierten Tannenzweigen, bildet hier ein rotbraunes Mycel und sehr reichlich Conidienhäufchen.

Diese sind zuerst weiß, später braunschwarz und erreichen den Durchmesser von etwa $^1/_2$ mm. Auffallenderweise entstehen diese Conidienhäufchen fast ausschließlich an der Unterseite der Tannennadeln. Nach meinen Erfahrungen — namentlich gelegentlich der Aussaaten mit Kipsdorf zu verschiedenen Jahreszeiten gesammelten Material — ist dieser Pilz ein sehr häufiger Bestandteil des Tannenrußtaus. Ich habe den Eindruck, daß er, zusammen mit Dematium II (s. oben), jenes zarte rotbraune Mycel bildet, welches die derben Myceläste des Hormiscium pinophilum so häufig umspinnt.

Fig. 25. Botryotrichum sp. Mycel, mit kurzgliedrigen Zellreihen, in konzentrierter Lösung. Vergr. 300.

11. **Coniothecium crustaceum** (Lindner) Neger.

Ein sehr häufiger Bestandteil des Tannenrußtaus ist ein Coniothecium.

Charakteristik des Pilzes:

Ein Mycel wird nicht gebildet, nur Zellkomplexe, deren einzelne Zellen rauchgrau gefärbt sind. Das Wachstum ist ziemlich schnell und sehr ergiebig auf sterilisierten Möhren, so daß im Laufe weniger Wochen gewaltige, kohlschwarze Klumpen von ganz unregelmäßiger Gestalt entstehen (Fig. 26, *6*).

Die Vermehrung des Pilzes geschieht in folgender Weise: Aus einer farblosen, durch Sprossung entstandenen Zelle (Spore?) entsteht durch Zellvergrößerung und Zellteilung zuerst ein zwei-, später vielzelliger Organismus. Charakteristisch ist, daß die succedan gebildeten Zellwände genau senkrecht zueinander stehen. Die so gebildeten Zellklumpen erinnern etwas an die Zellhäufchen von Gloeocapsa, indem sie

gewissermaßen stark verschnürten Paketen gleichen (Fig. 26). Wenn sie eine gewisse Größe erreicht haben, so entstehen — unter gewissen Bedingungen — an der Oberfläche durch Sprossung farblose längliche Sproßconidien, welche radial abstehen. Wenn diese Sproßconidien abfallen und auf ein geeignetes Substrat gelangen, beginnt der Kreislauf aufs neue.

Fig. 26. Coniothecium crustaceum. *1* Älteres Sproßconidien bildendes Individuum; *2* einzelne Sproßconidien; *3* daraus entstehender Thallus; *4* beginnende Conidienbildung; *5* Dauerformen, mit dickerer Membran. Alles in Reinkultur. Vergr. 500. *6* In Reinkultur erwachsener Thallus von Coniothecium in natürl. Größe, ca. 4 Wochen alt.

Ein wie wesentlicher Bestandteil des Tannenrußtaus das Coniothecium ist, geht aus folgenden Aussaaten (bzw. Frequenzfaktoren) hervor:

1. Kipsdorf, 8. Sept. 1916: $F = \frac{9}{11}$ (Abimpfung von Tannennadel)
2. „ 8. „ 1916: $F = \frac{5}{8}$ („ „ Tannenzweig)
3. „ 8. „ 1916: $F = \frac{6}{11}$ („ „ Fichtenzweig)
4. Buschmühle, 7. Juli 1916: $F = \frac{13}{15}$ („ „ Tannennadel)
5. Louisenburg[1]), 24. April 1916: $F = \frac{2}{6}$ („ „ „)
6. Püttlachtal, 24. April 1916: $F = \frac{5}{7}$ („ „ „ [2])
7. Tharandt, 10. Okt. 1916: $F = \frac{11}{26}$ („ „ Fichtennadel).

1) Einige weitere Aussaaten mit dem gleichen Material ergaben sehr reichlich Coniothecium.

2) Bei diesen Aussaaten zeigte sich, daß überaus häufige Begleiter des Coniotheciums auf Tannennadeln (und -zweigen) Algenzellen sind und man möchte fast versucht sein, anzunehmen, daß hier eine lockere Symbiose nach Art des Zusammenlebens von Pilzen und Algen in den Flechten vorliegt. Auch andere Pilze des Tannenrußtaus sind häufig von Algen begleitet und in diesem Falle findet man die Zellen der letzteren von Pilzfäden umwachsen. Nach freundlicher Bestimmung durch Prof. Dr. Schorler (Dresden) handelt es sich häufig um Pleuro-

Auch im Eichenrußtau kommt das Coniothecium, wenn auch nicht eben häufig, vor: Material aus dem forstb. Garten Tharandt, 15. Sept. 1916: $F = \frac{2}{8}$.

Allem Anschein nach trat in allen hier angegebenen Aussaaten eine und dieselbe Coniothecium-Art auf. Übrigens wird eine Unterscheidung verschiedener Arten nur auf Grund der genauen Charakterisierung von Wachstumsfaktoren möglich sein.

Die Systematik dieser Gattung, wie sie in mykologischen Werken (Rabenhorst, Saccardo) dargestellt ist, scheint nun im höchsten Grad unsicher und unvollkommen zu sein; eine Identifizierung auf Grund dieser Beschreibungen ist vollkommen aussichtslos. Übrigens ist auch die Charakteristik der Gattung unrichtig, wenn es z. B. (Rabenhorst, Kryptogamenflora, 2. Aufl., Bd. IX, 1910, pag. 164) heißt: „Mycel meist kaum sichtbar". — Der Pilz bildet überhaupt kein Mycel[1]). Das, was die Systematiker als Conidien ansprechen, ist nichts anderes als der vegetative Teil des Pilzes. Die eigentlichen Conidien — richtiger Sproßconidien — scheinen bisher überhaupt noch nicht beobachtet worden zu sein.

Möglicherweise ist der von mir in Reinkulturen erhaltene Pilz identisch mit der von Lindau als C. abietis beschriebenen Art (l. c. pag. 170). Mit Sicherheit könnte dies nur auf Grund von Kulturen entschieden werden.

Man hat bekanntlich ähnliche Zellklumpen (wie die des Coniothecium) bei verschiedenen anderen Pilzen gefunden, und ihnen ganz allgemein die Bezeichnung „Coniothecium" beigelegt. So bildet Dematium pullulans, wie ich ausführte, und wie schon andere, z. B. Schostakowitsch, fanden, Zellklumpen, welche denjenigen eines echten Coniothecium zum Verwechseln ähnlich sehen. Ferner werden „Coniothecien"-artige Zellklumpen erwähnt bei Fumago (Zopf, l. c. Taf. XXVI, Fig. 19), Cladosporium (Frank, Pflanzenkrankheiten, 1895), Capnodium salicinum (Tulasne, l. c.) u. a.[2]).

---

coccus-Arten (P. vulgaris Naeg. n. a.) Es sei bei dieser Gelegenheit noch daran erinnert, daß Ulothrix crenulata Kütz. nach Eckley-Lechmere (1915) an der auf Tannenzweigen sich häufig ansiedelnden Algenvegetation wesentlich beteiligt ist.

1) Wenn (l. c.) gesagt wird: „Mycel bisweilen nur in Form gelegentlich zwischen den Conidien auftauchender Fadenstücke sichtbar", so ist zweifellos Mycel eines anderen Pilzes dafür angesehen worden.

2) Ich selbst fand solche coniotheciumähnliche schwarze Zellklumpen in Reinkulturen des Dematium II, Botryotrichum u. a.

Nun wollen freilich manche dieser Angaben nicht viel bedeuten; denn wer verbürgt dem jeweiligen Beobachter, daß dem betreffenden beobachteten Pilz nicht Zellklumpen eines echten Coniothecium beigemengt waren! Entscheidend ist hier nur der Kulturversuch, bei welchem, wenn es sich um ein echtes Coniothecium handelt, nur wieder Zellklumpen, sonst aber (wenn Fumago, Dematium, Cladosporium u. a. vorlagen) ein Mycel entsteht.

Eine solche Verwechslung lag höchstwahrscheinlich bei dem als Coniothecium quercinum Sacc. beschriebenen Pilz vor, von dem es in Rabenhorst (l. c. pag. 173) heißt: bildet die Conidienform von Capnodium quercinum (Pers.).

Das, ich möchte fast sagen, „sagenhafte" Capnodium quercinum ist aber, wie oben ausgeführt wurde, meist nur ein Gemenge von Schimmelpilzen, unter welchen Dematium pullulans und Cladosporium herbarum eine führende Rolle spielen.

Die Zellklumpen des Coniothecium quercinum Sacc. sind also entweder Dauermycele der genannten Schimmelpilze — wie sie in konzentrierten Zuckerlösungen gern entstehen — oder es sind echte Coniotheciumlager, wie sie ja (nach Ausweis meiner Aussaaten) zuweilen im Eichenrußtau vorkommen.

Man wird unter diesen Umständen gut tun den Begriff Coniothecium nur noch als Gattungsbegriff, nicht mehr aber im Sinne einer morphologischen Bezeichnung (gleichbedeutend mit Dauermycelklumpen eines fadenbildenden Pilzes) zu gebrauchen.

* * *

Mit dem von mir so häufig aus Tannenrußtau isolierten Coniothecium ist nun identisch ein von Lindner auf Würzegelatine entdeckter und unter dem Namen

Sarcinomyces crustaceus

beschriebener Pilz.

Ich sandte eine Reinkultur meines Coniothecium an Herrn Prof. Lindner mit der Bitte, dasselbe mit seinem Sarcinomyces crustaceus zu vergleichen und erhielt von ihm die Antwort, daß an der Identität beider Pilze nicht gezweifelt werden könne.

Wir haben damit ein Seitenstück zu dem Fall des Dematium pullulans. Ebenso wie dieser Pilz sowohl in der Natur auf Honigtau als auch im Brennereibetrieb sehr häufig auf zuckerhaltigen Flüssigkeiten vorkommt, so ist auch Sarcinomyces-Coniothecium ein auf beiden ähnlichen Substraten oft gesehener Gast.

Der Nachweis der Identität von Sarcinomyces mit Coniothecium ist auch insofern nicht uninteressant, als er zeigt, wie wenig brauchbar und wie unsicher die Grundlagen sind, auf welchen das System der Imperfekten aufgebaut ist. Allein schon die Unterscheidung der Mucedinazeae und Dematieae, die zu der weiten Trennung von Sarcinomyces bzw. Coniothecium geführt hat, ist so unnatürlich als möglich; denn wir wissen zur Genüge aus Kulturversuchen, daß die Dunkelfärbung eines Pilzmycels in hohem Grade von den äußeren Bedingungen, besonders vom Luftzutritt abhängt.

Nach den vereinbarten Gesetzen der botanischen Nomenklatur müßte natürlich die Gattung Sarcinomyces gestrichen und als Synonym zu Coniothecium bezeichnet werden, und die uns beschäftigende Art müßte demnach den Namen

Coniothecium crustaceum (Lindner) Neger

erhalten. Denn eine sichere, den Anforderungen der experimentellen Mykologie genügende Identifizierung mit einer der schon beschriebenen Coniothecium-Arten wird, wie ich oben ausführte, doch kaum möglich sein, so lange dieselben nicht in Reinkultur vorliegen.

Zu der systematischen Stellung der Gattung Coniothecium hat sich übrigens auch v. Höhnel geäußert. In seinen Fragmenten zur Mykologie (Nr. 573) führt er aus:

„Coniothecium atrum Corda, der Typus der Gattung (Sturm, Deutschlands Flora, Pilze, 1837, 3. Heft) hat einzellige, dunkle, eikugelige Sporen und ist ein ganz zweifelhafter, nicht wieder gefundener Pilz“[1]) und: „Es ist mir zweifelhaft, ob der Gattungsname Coniothecium eine Berechtigung hat.“

Sclerococcum sphaerale Fries ist offenbar auch nichts anderes als ein Coniothecium. Die unsichere Systematik dieser Pilze dürfte nur durch die Kultur derselben zu klären sein.

12. Atichia glomerulosa Stein in Cohn, Krypt.-Flora, II, part. 2. pag. 356.

Syn.: At. Mosigii Flot. (Linnaea, XXIII, 1850); Seuratia pinicola Vuill. (Bull. soc. myc., XXI, 1905).

Spezielle Literatur über Atichia (= Seuratia) s. Arnaud (1910), v. Höhnel (1909), Cotton (1914).

Aus der angegebenen Literatur ist ersichtlich, welch' wechselvolles

---

1) Die Beschreibung, welche Sturm (l. c.) für C. atrum gibt, paßt im großen und ganzen auf das von mir kultivierte Coniothecium.

Schicksal die Gattung gehabt hat, die zuerst zu den Flechten (Collemaceen), dann abwechselnd zu den Florideen und Fucaceen, und schließlich zu den Pilzen gestellt wurde. Aber auch hier war ihre Stellung im System zweifelhaft. Während Lindau sie in seiner Bearbeitung in Engler-Prantl, Nat. Pflanzenfamilien, in die Nähe der Bulgariaceen stellte, meinte von Höhnel (1909), daß sie ein hochentwickelter, an epiphytische Lebensweise angepaßter Saccharomycet sei. Cotton (1914) hat zum ersten Mal bei einer westindischen Art: At. Dominicana die Schläuche beobachtet und damit den Beweis geliefert, daß der Pilz zu den Ascomyceten gehört, hier eine eigene Familie Atichiazeen (verwandt mit den Perisporiaceen) bildend.

Bezüglich der Einzelheiten der systematischen Vergangenheit dieses Pilzes verweise ich auf die beiden oben zitierten Arbeiten von v. Höhnel und Cotton.

Sehr selten finden sich die Polster von Atichia rein; fast stets sind sie mit anderen Rußtaupilzen vergesellschaftet und man erhält den Eindruck, als ob die Atichiapolster an Mycelfäden entstanden seien. Sehr häufig wurden sie daher geradezu als unreife Fruchtkörper von Capnodium, Antennaria u. dgl. angesprochen. So ist es leicht erklärlich, daß ihre wahre Natur erst spät erkannt worden ist. Vgl. S. 78.

Das wesentliche dieser Pilzgattung ist, wie schon v. Höhnel hervorhebt, daß sie keine echten Hyphen bildet, sondern nur durch Sprossung wächst. v. Höhnel bezeichnet Atichia daher geradezu als einen „hochentwickelten Sproßpilz, der an epiphytische Lebensweise angepaßt ist“.

In der Reinkultur ist der Entwicklungsgang des Pilzes der folgende:

Werden Atichiapolster, die frei sind von Mycelfäden anderer Pilze, vorsichtig abgelöst und in einen Tropfen Dextrosenährlösung (oder -gelatine) gebracht, so findet sehr bald eine Sprossung statt, derart, daß die Zellen der Peripherie in hyaline Zellreihen auswachsen. Das Bild eines keimenden, bzw. sprossenden Atichiapolsters ist dann, wie es in Fig. 27 dargestellt ist.

Fig. 27. Atichia glomerulosa. Polster von Tannennadel, auf Nährgelatine (hängender Tropfen), auskeimend, d. h. Propagula bildend. Vergr. ca. 100.

Nach Verlauf von 1—2 Wochen lösen sich aus dem sprossenden Polster jene winzigen dreistrahligen Vermehrungskörper ab, die Cotton als Propagula bezeichnet (Fig. 28). Ähnlich dürfte der Verlauf auch

in der freien Natur sein. Die Propagula, die zu vielen Hunderten, ja sogar zu Tausenden aus einem Polster entstehen, werden nun durch Regen und Wind verbreitet, fallen auf die Oberseite der Nadeln tieferstehender Zweige sowie auf Blätter von Sträuchern und Kräutern, wo sie sich — unter der Voraussetzung, daß sie einen geeigneten Nährboden (Honigtau) verfinden — wieder zu Polstern entwickeln (Fig. 29). Auf Knopscher Nährlösung, wie auch auf Tonscherben, die mit solcher getränkt sind, wachsen sie schlecht, offenbar infolge des Mangels organischer Nährstoffe. In Tropfen von Dextrosenährlösung entstehen zwar Polster, die aber schon bei geringer Berührung wieder in Propagula zerfallen. Kompaktere und beständigere Polster entstehen auf Dextrosenährgelatine, sowie auf mit Dextrosenährlösung getränkten Hollundermarkstückchen oder anderen festen Körpern (Holz usw.).

Fig. 28. Atichia glomerulosa. In Reinkultur (Dextrosenährlösung) entstandene Propagula. Vergr. 600.

Fig. 29. Atichia glomerulosa. In Reinkultur, aus Propagulum entstehendes Polster. Vergr. 600.

In Dextrosenährlösung, seltener in Nährgelatine (hängendem Tropfen) beobachtete ich außer den typischen Propagula mit den zu einem mehr oder weniger langen Strahl auswachsenden Endzellen noch anders gestaltete Vermehrungskörper, die sich vor allem durch das Fehlen jener Strahlen, sowie durch äußerst zarte Wand und dicke, stark lichtbrechende Öltropfen im Innern der Zellen auszeichnen (Fig. 30); auch Übergänge zwischen beiden Formen kommen vor, wie Fig. 30 *b* zeigt. Es scheint mir, daß diese letztere Form der Propagula hauptsächlich in erschöpften Nährsubstraten entstehen; denn in Knopscher Nährlösung entstehen diese oder ähnliche Gebilde von Anfang an. Sie gleichen mehr jenen Zellreihen, die auch im Innern eines größeren Polsters zur Ausbildung gelangen[1]).

1) Gerade diese strahlenlosen Propagula erinnern besonders lebhaft an sprossende Hefezellverbände, worauf ja schon v. Höhnel aufmerksam gemacht hat.

v. Höhnel meint, die jüngsten Zustände der Atichia glomerulosa bestehen — wie schon Millardet beobachtet und beschrieben hat — aus einer kugeligen Masse, die aus etwa 30—50 runden 5—6 μ großen, farblosen Zellen zusammengesetzt seien. Es mag sein, daß kleinere Entwicklungsstadien in der Natur schwer zu finden sind. In Reinkulturen aber kann man leicht viel jüngere Stadien finden. Denn häufig brechen von den oben beschriebenen Propagula einzelne Zellen oder kleinere Zellgruppen ab, die nun wieder zu größeren Propagula und später zu ansehnlichen Polstern heranwachsen.

Als echter Rußtau — d. h. Honigtau bewohnender — Pilz verträgt Atichia sehr konzentrierte Nährlösung, wie aus folgenden Versuchen hervorgeht:

Fig. 30. Atichia glomerulosa: *a* Abnorm ausgebildetes Propagulum (ohne Strahlen); *b* Übergang zu normalem Propagulum; *c* Zellen aus dem Innern eines erwachsenen Polsters. In allen reichlich Fett gespeichert. Vergr. 800.

In einem hängenden Tropfen einer 30% Dextrose enthaltenden Nährlösung wurden einzelne Propagula von Atichia glomerulosa (aus einer Tropfenkultur) übertragen.

Trotz der verhältnismäßig niedrigen Temperatur des Raumes, in welchem die Kulturen standen (10° C), war das Wachstum der jungen Atichiapolster recht kräftig.

Am 2. Jan. 1916 waren die Dimensionen 155×120 μ
„ 8. „ 1916 „ „ „ 1020×780 μ.

Ich erhielt auf diese Weise in Freudenreichkölbchen z. B. auf sterilisierten Mohrrüben recht stattliche Polster, nämlich im Laufe von 4 Wochen tellerförmige Gebilde von ca. 2 mm, an deren Peripherie braungefärbte Propagula saßen, während das innere aus sehr stark lichtbrechenden, zum Teil sogar fadenförmig-schlierigen Zellreihen bestand. Die letzteren färben sich mit Jodkalium rotbraun, enthalten also reichlich Glykogen.

Die größten Atichiapolster, welche ich in Reinkulturen erzog, beobachtete ich auf Dextrosenährgelatine (mit Zitronensäure angesäuert), nämlich braune Polster von 4—5 mm Durchmesser (im Laufe von ca. 4 Wochen).

Ähnlich mächtige und sogar größere Polster werden in der freien Natur beobachtet, nur daß sie hier eine mehr gelappte Form haben (Fig. 31). Aus meinen Kulturversuchen geht hervor, daß das Wachstum der Atichia glomerulosa keineswegs an hohe Temperaturen gebunden ist, sondern offenbar auch in kühlen Wärmegraden recht ansehnlich ist. Allem Anschein nach hat der Pilz seine Heimat in der kühlen Montanregion unserer Mittelgebirge, wo er besonders die Kronen alter Tannen bewohnt.

Fig. 31. Atichia glomerulosa. Ca. 1 mm großes (120fach vergrößertes) reich gelapptes Polster, von rußtaubedecktem Tannenzweig. Bei *h* anhaftende Mycelläste von Hormiscium pinophilum.

Ob wirklich die tropischen und subtropischen Atichien von unserer Art spezifisch verschieden sind — wie Cotton meint — wird sich nur auf Grund von Kulturen mit Sicherheit entscheiden lassen. Unter allen Umständen dürften die meisten derselben ein anderes Wachstumsoptimum besitzen.

A. chilensis Cotton (der von mir zuerst in Chile beobachtete Pilz) wächst dort in der Region der Hartlaubgehölze in einem ziemlich heißen Klima. Freilich sein Hauptwachstum wird auch dieser Pilz in der kühlen Regenzeit durchlaufen.

Weder bei der chilenischen Art, noch bei der in Reinkulturen gezogenen A. glomerulosa habe ich jemals Asci auffinden können[1].

Bezüglich des Vorkommens von Atichia glomerulosa möchte ich noch ergänzend bemerken, daß sie sich hauptsächlich auf honigtaubedeckten Tannennadeln und -zweigen findet, meist zusammen mit zahlreichen anderen Rußtaupilzen, besonders mit Hormiscium pinophilum, Coniothecium sp., Triposporium, Dematium II u. a.

Seltener fand ich Atichiapolster im Eichenrußtau. Auch scheint der Pilz hier nicht ganz die ihm zusagenden Lebensbedingungen zu finden. Denn größere Atichiapolster sind hier sehr selten, was zum Teil in der Kurzlebigkeit der Unterlage (Eichenblätter) seinen Grund haben dürfte[2].

Ferner beobachtete ich Atichiapolster auf den verschiedensten anderen Wirtpflanzen, wenn dieselben unter einer rußtaukranken Tanne stehen, z. B. auf Buche, Himbeere, Weide sowie auch krautartiger Pflanzen, wie Heracleum sphondylium. In diesen Fällen kann natürlich nur von einer sekundären Ansiedelung des Pilzes die Rede sein.

13. **Fumago vagans** Pers.

Nach meinen Erfahrungen kommt Fumago vagans bei uns nur in Gewächshäusern vor, es ist der Gewächshausrußtau *κατ' ἐξοχην*, der den im feuchtwarmen Gewächshaus herrschenden Lebensbedingungen so vorzüglich angepaßt ist, daß er hier auch die Konkurrenz allver-

---

1) Die Bedingungen für das Wachstum der Atichiapolster sind in dem feuchtwarmen Klima des südlichen Chile zweifellos weit günstiger als in unserer Zone; ich beobachtete damals (l. c. 1896), daß sie gerade in der Regenzeit mächtige Dimensionen annahmen, 3—4 mm. An der Oberfläche entstehen die dunkler gefärbten Propagula. Beim Austrocknen schrumpfen die Atichiapolster zusammen und nun lösen sich die Propagula durch gegenseitigen Druck los und werden vom Wind verbreitet.

Mit einigen Worten sei noch des Verhaltens der Atichiapolster (wie ich sie in Chile beobachtete) zu chemischen Reagentien gedacht. Die zentrale, aus zarten, mit stark lichtbrechendem Inhalt erfüllten Zellen bestehende Schicht färbt sich mit Chlorzinkjod entweder braunrot — Glykogenreaktion — oder intensiv blau (ähnlich Cetraria islandica). Die Propagula färben sich stets rotbraun. Die Blaufärbung zeigt sich in der Regel nur an älteren Atichiapolstern.

Bei unserer Atichia glomerulosa beobachtet man gleichfalls zuweilen jene eigentümliche Blaufärbung bei Zusatz von Jodlösung.

2) v. Höhnel meint (Fragmente, VIII, pag. 5): Ap. quercicolum ist nach den Exemplaren von Allescher und Schnabl, Fungi bavar., Nr. 531 und Krieger, Fungi Sax., Nr. 124 nichts anderes als Atichia glomerulosa im unreifem Zustand, in Gesellschaft einer Torula.

breiteter Schimmelpilze, wie namentlich der Botrytis cinerea u. a., mit gutem Erfolg besteht.

Von den meisten Systematikern und Verfassern von phytopathologischen Werken[1]) wird der Fehler gemacht, daß Fumago vagans als der häufigste im Freien vorkommende Rußtaupilz oder gar als Nebenfruchtform zu Capnodium salicinum bezeichnet wird.

So sagt Lindau in Rabenhorst, Kryptogamenflora 1910, 2. Aufl., Bd. IX:

„Als Rußtau die lebenden Blätter der verschiedensten Bäume und Sträucher, seltener von Kräutern, überziehend, in ganz Europa, Asien, Nordamerika und wohl noch weiter verbreitet; beobachtet auf Acer, Aesculus, Alnus, Ardisia, Arnica, Aspidium, Berberis....“

Es werden nun ca. 70 Pflanzenarten, meist Sträucher und Bäume, vorwiegend Freilandgewächse, aber auch einige Gewächshauspflanzen (z. B. Ardisia, Musa, Camellia u. a.) aufgezählt, auf welchen angeblich Fumago nachgewiesen worden ist.

Daß die genannten Gewächshauspflanzen, wie Ardisia, Musa usw., oft Fumago vagans beherbergen, ist unzweifelhaft; daß aber Fumago auf Freilandbäumen, wie Ahorn, Linde, Weide, Ulme usw. vorkomme — außer wenn diese gerade zufällig als Topfpflanzen in einem Gewächshaus (Warm- oder Kalthaus) stehen — bestreite ich aufs entschiedenste.

Ich habe Fumago vagans — an seinen langgeschäbelten Pycniden leicht kenntlich — trotz eifrigen Suchens im Freien niemals gefunden, oder besser gesagt, in den zahllosen Kulturen, die ich von im Freien vorkommenden Rußtaupilzen ausgehend, angelegt habe, trat niemals Fumago vagans auf.

Auch beim Nachuntersuchen von Herbarmaterial (besonders käuflichen Sammlungen) fand ich, daß alle Angaben über Vorkommen von Fumago auf Freilandbäumen auf Irrtum beruhen.

Wenigstens fehlten in diesen Fällen die charakteristischen geschnäbelten Pycniden, wenn es auch natürlich nicht mehr möglich war, von den betreffenden Pilzen Kulturen anzulegen.

Was die Zusammengehörigkeit von Fumago mit dem von Tulasne so ausführlich beschriebenen und abgebildeten Capnodium salicinum betrifft, so ist eine solche noch in keinem Fall mit Sicherheit, d. h. mittels Reinkulturen, nachgewiesen worden. Eine gewisse Ähnlichkeit der Pycniden von Fumago mit den Conidienfrüchten des Tulasneschen Pilzes kann nicht als Beweis gelten.

---

1) v. Tubeuf, Rostrup, Sorauer, Lafar u. a.

Weder Zopf noch Schostakowitsch noch mir ist es gelungen, in den Reinkulturen von Fumago vagans andere, d. h. höhere Fruchtformen als die geschnäbelten Pycniden aufzufinden, trotzdem daß die Kulturbedingungen nach den verschiedensten Richtungen hin variiert wurden. Und wenn Fumago wirklich mit Capnodium salicinum identisch wäre, so müßten wenigstens am natürlichen Standort, d. h. in Gewächshäusern jene Fruchtformen auftreten, die Tulasne gefunden und beschrieben hat. Dies ist aber nach meinen Erfahrungen nicht der Fall.

Wir können also zweifellos die Behauptung aufstellen:

Fumago vagans ist ein Gewächshausorganismus und nicht identisch mit einem der vielen anderen im Freien auf Bäumen und Sträuchern vorkommenden Rußtaupilze, mit welchen er fälschlicherweise häufig identifiziert wird.

Zopf bezog sein Material, das er zu den Reinkulturen verwandte, aus dem Gewächshaus des alten Bot. Gartens in Berlin, Schostakowitsch von Palmenblättern (also auch Gewächshauspflanzen) in Basel.

Ich selbst beobachtete (mit nachfolgender Reinkultur) den Pilz in folgenden Gewächshäusern: Bot. Garten Tharandt, Bot. Garten Dresden, Gewächshaus des großen Gartens in Dresden, Bot. Garten Leipzig. Vergeblich habe ich ihn gesucht im großen Palmenhaus des neuen Bot. Gartens in Dahlem. Dort ist eine Trentepohlia überaus verbreitet, welche Fumago anscheinend nicht aufkommen läßt. Möglicherweise sind auch die pflanzenhygienischen Verhältnisse (Benetzungseinrichtungen, Luftzirkulation) in diesem Gewächshaus so vorzüglich, daß Fumago nicht die ihr zusagenden Lebensbedingungen findet oder immer wieder abgewaschen wird. Es will mir scheinen, daß der Pilz in engen gedrückten Häusern besser gedeiht als in breiten luftigen, ferner, daß er in alten, seit langer Zeit bestehenden, mehr verbreitet ist als in neugebauten.

Wenn es wahr ist — woran nach dem vorstehenden kaum gezweifelt werden kann — daß Fumago vagans gegenwärtig ein in Gewächshäusern domestizierter Organismus ist, so stellt er gewissermaßen ein Seitenstück zum Hausschwamm (Merulius lacrymans) dar, der bekanntlich auch stets in von Menschen bewohnten Räumen, und nur äußerst selten im Freien angetroffen wird.

Aber ebenso wie der Hausschwamm sicher erst aus dem Freien in die Häuser eingewandert ist und sich den hier herrschenden Lebensbedingungen angepaßt hat, so ist auch Fumago höchstwahrscheinlich erst mit den Pflanzen, auf welchen er gewöhnlich wächst, in die Ge-

wächshäuser eingezogen. Vermutlich stammt er also aus wärmeren Gegenden.

Nun gibt es eine der Fumago vagans sehr nahestehende Art, die von ersterem Pilz vielleicht überhaupt spezifisch nicht verschieden ist, und die in den Tropen ziemlich verbreitet zu sein scheint, nämlich:

Fumago Foothii Berk. et Dem.

Winter sagt (Rabenhorst, Kryptogamenflora 1887, 2. Aufl., Bd. I, 2. Abt.,) von dieser Art, daß sie auf immergrünen Pflanzen in unseren Gewächshäusern vorkomme und vielleicht mit der Zopfschen „Fumago" identisch sei.

Saccardo (Annales mycologici 1913, pag. 312) führt sie für die Philippinen an. Was ich im Berliner botan. Museum als C. Foothii sah (leg. Möller auf Yucca filamentosa, Coimbra sowie Cooke, Fungi brit. no. 595, auf unbestimmter Gewächshauspflanze), stimmt meiner Ansicht nach vollkommen überein mit dem Zopf'schen Pilz (soweit eine derartige Entscheidung ohne Reinkultur möglich ist).

Auch Capnodium javanicum Zimmerm. (Zentralbl. f. Bakt. u. Par. 1902, VIII, pag. 151) ist offenbar nichts anderes als Fumago vagans. Die Abbildung, welche Sydow (Annales mycologici 1911, pag. 386, Fig. 6a)[1]) gibt, stimmt vollkommen für den uns beschäftigenden Gewächshauspilz.

Diese wenigen Hinweise sprechen sehr dafür, daß Fumago vagans, die bei uns auf die Gewächshäuser beschränkt ist, in wärmeren Gegenden, insbesondere in den Tropen, im Freien ziemlich häufig vorkommt. Mit Sicherheit wird sich dies natürlich nur an Ort und Stelle auf dem Wege der Reinkultur entscheiden lassen.

Über die Morphologie und Biologie des Pilzes habe ich der ausführlichen Darstellung, die Zopf in seinem bekannten Werk „Conidienfrüchte von Fumago" gibt, nichts hinzuzufügen.

Ich fand, daß der Pilz sehr leicht zu kultivieren ist, auf allen möglichen, namentlich zuckerhaltigen Substraten gut wächst und früher oder später die charakteristischen, flaschenförmigen Pycniden bildet. Die kugeligen Pycniden (Zopf, Taf. XXIV, 16—22) traten in meinen Kulturen nie auf. Dagegen beobachtete ich auch die dunklen Zellkomplexe (Coniothecien), wie sie Zopf auf seiner Taf. XXVI, 19—22 darstellt, und die vollkommen den analogen Gebilden anderer Rußtau-

1) Ich möchte nach meinen Erfahrungen sehr bezweifeln, ob die gleichzeitig abgebildeten flachen Perithecien wirklich zu dem gleichen Pilz wie die Fumago-ähnlichen Pycniden gehört.

pilze (namentlich denjenigen von Dematium pullulans) gleichen. Das Auftreten dieser Gebilde mag mit ein Grund sein, warum die beiden Pilze — bei oberflächlicher Untersuchung — so häufig identifiziert wurden.

Die hefeartige Sprossung (von Schostakowitsch bestritten) tritt, wie schon Zopf ausführt, dann ein, wenn Conidien in nährstoffarme Nährlösungen übertragen werden. Sehr deutlich zeigte sich dies bei folgendem Versuch (26. Mai 1916):

In vier hängende Tropfen von 5%, 10%, 20% und 40% Zucker enthaltenden Nährlösungen wurden Conidien gebracht, welche mittels einer ausgeglühten Nadel aus dem der Spitze einer Pycnide aufsitzenden kugeligen Conidientropfen entnommen wurden. Eine Verunreinigung des Conidienmaterials durch etwa zufällig beigemengte Hefezellen war somit vollkommen ausgeschlossen.

In der 5%-Lösung trat teils hefeartige Sprossung und Zellspaltung (wie sie Zopf auf seiner Taf. XXV, Fig. 1—5 darstellt), teils Keimung zu Keimschläuchen ein.

In den höher konzentrierten Lösungen (10%, 20%, 40% Zucker) erfolgte reichlich Keimung zu Mycel, während die Sproßbildung fast vollkommen unterblieb.

In allen vier Kulturen entstanden nach Verlauf von 4—8 Tagen Pycniden. Das Optimum des Mycelwachstums wurde in den Lösungen von 10 und 20% Zuckergehalt beobachtet, die 40%-Lösung zeigte deutliche Hemmung der Mycelbildung.

Auch für Fumago gilt was für andere Rußtaupilze, besonders Dematium, ausgeführt wurde, nämlich, daß ein hoher Salzgehalt auf das Mycelwachstum und die Pycnidenbildung sehr vorteilhaft wirkt, wie aus folgendem Versuch hervorgeht (2. Juni 1916):

In zwei hängende Tropfen von Dextrosenährlösung, deren eine Nährsalze im Verhältnis der Knop'schen Nährlösung enthielt, während die andere 10mal so viel Salze enthielt, wurden Conidien (von einer Pycnide) übertragen; in der hochkonzentrierten Lösung war die Mycelbildung viel reichlicher, das Mycel dunkler und die Pycnidenentwicklung (nach 8 Tagen) üppiger als in der verdünnten Lösung.

Die dunkle Farbe des Mycels bei Fumago ist auch hauptsächlich durch den Sauerstoffzutritt, und die Zusammensetzung des Nährsubstrats bedingt, dagegen ist sie unabhängig vom Licht. Denn zwei Vergleichskulturen auf einem und demselben Substrat, die eine dem Licht ausgesetzt, die andere dunkel gehalten, zeigten die gleiche Intensität der Dunkelfärbung.

Vergleichende Betrachtung der bisher isolierten Rußtaupilze.

Durch große Manigfaltigkeit zeichnet sich besonders die Rußtauvegetation auf Tannennadeln und -zweigen aus, wie die oben gegebenen Analysen zeigen. Etwas weniger formenreich scheint die auf Laubblättern (Eiche, Linde, Ahorn) sich ansiedelnde Pilzvegetation zu sein. Zum Teil mag dies darauf zurückzuführen sein, daß diese Pilzdecken infolge der Kurzlebigkeit der Unterlage — sommergrüner Laubblätter — kein sehr hohes Alter erreichen, nämlich nur 4—5 Monate, während die Pilzvegetation auf immergrünen Nadelhölzern mehrere Jahre alt wird. Es ist somit die Möglichkeit gegeben, daß in dieser langen Zeit weit mehr Pilzkeime anfliegen und zur vegetativen Entwicklung kommen als im Lauf einiger Sommermonate.

Immerhin ist nicht ausgeschlossen, daß hier und da auch die Rußtaudecke unserer sommergrünen Laubbäume einen größeren Formenreichtum aufweist (besonders in niederschlagsreichen Jahren). Weitere Untersuchungen in dieser Richtung — etwa unter Zugrundelegung der von mir angegebenen Methode — wären sehr erwünscht.

Immergrüne Laubhölzer — wie gewisse Hartlaubgehölze der Mediterranregion oder klimatisch ähnlicher Gebiete — welche häufig mit einer sehr mächtigen Rußtauvegetation bedeckt sind, werden vermutlich — wenn versucht wird, diese scheinbar einheitlichen Pilzdecken in ihre Komponenten zu zerlegen — sehr interessante Ergebnisse zutage fördern. Bestimmte Angaben liegen darüber bis jetzt noch nicht vor.

Wenn auch, wie ich schon bemerkt habe, die Tannenrußtauvegetation durch meine Versuche noch nicht erschöpfend analysiert worden ist, wenn ferner sogar damit gerechnet werden kann, daß als mehr oder weniger akzessorische Bestandteile nahezu alle Pilze in Betracht kommen, deren Keime (Sporen, Conidien) die Fähigkeit besitzen, in zuckerreichen Substraten zu Mycel auszuwachsen — und das werden gewiß nicht wenige sein — so sind die bisherigen Ergebnisse meiner Untersuchung doch ausreichend, um eine kleine vergleichende Betrachtung über „typische Rußtaupilze", d. h. über solche Arten, welche mit einer gewissen Regelmäßigkeit wiederkehren und als Hauptbestandteile gelten können, anzustellen.

Da fällt uns vor allem auf, daß wir gewissermaßen drei Typen von Pilzen unterscheiden können, nämlich:

a) solche, welche weithin wachsendes Mycel bilden, z. B. Dematium II, Torula sp., Triposporium, Botryotrichum sp., Gyroceras sp.;

b) solche, die stets nur kurzgliedriges Mycel bilden, die beiden Hormiscium-Arten.

Der als Helminthosporium sp. bezeichnete Pilz nimmt eine Mittelstellung zwischen a und b ein;

c) solche, die überhaupt kein Mycel bilden, sondern nur ± kugelige Klumpen, z. B. Atichia glomerulosa, Coniothecium crustaceum.

Es will mir scheinen, als ob die unter c) genannten Formen den besonderen für Rußtaupilze in Betracht kommenden Lebensbedingungen am vollkommensten angepaßt wären. Die ihnen eigene Wachstumsweise — Bildung von Zellklumpen, hefeartige Sprossung — paßt am besten für Organismen, die sich auf zuckerreichen Flüssigkeiten entwickeln [1]). Atichia ist nach v. Höhnel ein Abkömmling der Saccharomycetaceen. Das gleiche gilt vielleicht für Coniothecium crustaceum, das — nach Lindner — auch auf zuckerreichen Flüssigkeiten der Gärungstechnik vorkommt.

Kaum weniger gut angepaßt sind jene Rußtaupilze (unter b), — die beiden Hormiscium-Arten — die nur kurzgliedriges gedrungenes Mycel bilden; bei ihnen ist gewissermaßen zur Regel geworden, was zahlreiche andere Pilze unter dem Einfluß hochkonzentrierter zuckerreicher Nährlösungen tun. Demgemäß bilden auch diese Pilze — ebenso wie die unter c genannten — mehr oder weniger gedrungene, oft geradezu kugelige Polster (in der Reinkultur).

Zu a leiten dann über: Triposporium, Helminthosporium, Gyroceras, Torula usw.

Sie bilden zwar ein mehr langgliedriges Mycel, haben aber doch eine verhältnismäßig geringe Wachstumsgeschwindigkeit. Demgemäß haben auch sie Neigung, gedrungene Polster von beschränkter Ausdehnung zu bilden (z. B. auf sterilisierten Möhren).

Dieses verschiedene Verhalten geht am besten aus folgendem Versuch hervor:

Am 7. Okt. 1916 wurden die nachstehenden Pilze bzw. kleine Fragmente derselben aus Reinkulturen auf Nährgelatine übertragen. Die Kulturgefäße befanden sich in einem ungeheizten Raume, in welchem die Temperatur zwischen 5 und 10° C schwankte.

---

1) Ein nährstoffreiches Substrat wird offenbar durch ein reich verzweigtes, gewissermaßen intensiv arbeitendes Hyphengeflecht besser ausgenützt als durch ein schwachverzweigtes, aber weit ausgreifendes, gewissermaßen extensiv tätiges, oder wenn wir die Sache rein mechanistisch auffassen: Hyphen, die aus einer konzentrierten Nährlösung schöpfen, haben keine Veranlassung so weitläufig zu wachsen, wie solche, die auf ein nährstoffarmes Substrat angewiesen sind.

Am 5. Dez. 1916 (also nach reichlich 2 Monaten) hatten die Kulturen folgende Größen erreicht:

Dematium pullulans	30 × 30 mm	unter gleichzeitiger, ± starker Verflüssigung der Gelatine
„ II	25 × 25 „	
Cladosporium herbarum	34 × 20 „	
Fumago vagans	15 × 15 „	
Helminthosporium sp.	3 × 3 „	
Triposporium sp.	4 × 4 „	
Torula sp.	2 × 3 „	
Hormiscium pinophilum	1 × 1 „	
Hormiscium II	2 × 1 „	
Coniothecium crustaceum	8 × 3 „	
Atichia glomerulosa[1])	5 × 3 „	

Die beiden letztgenannten — nicht Mycel bildenden — Pilze besitzen eine verhältnismäßig große Wachstumsgeschwindigkeit und scheinen auch selbst bei der niedrigen Temperatur des Versuches ausgezeichnet zu gedeihen. Es ist anzunehmen, daß sie auch im Freien selbst während der Wintermonate kräftig wachsen.

Sehr gering ist die Wachstumsgeschwindigkeit der Hormiscium-Arten. Sie bilden ja auch nur kurzgliedriges aus isodiametrischen Zellen zusammengesetztes Mycel. Man darf hieraus den Schluß ziehen, daß die mächtigen Vegetationen von H. pinophilum, die man oft in der Natur antrifft, ein sehr hohes Alter haben (2—3 Jahre). Allerdings gedeiht H. pinophilum, wie oben schon erwähnt, in Reinkulturen verhältnismäßig schlecht; es stellt sein Wachstum häufig nach einiger Zeit vollkommen ein. Sehr gut gedeiht das andere Hormiscium auf künstlichen Nährböden; trotzdem vergrößern sich die Kulturen überaus langsam.

Wenn wir sehen, daß viele andere Pilze, die in verdünnten Nährlösungen langgliedriges Mycel bilden, mit zunehmender Konzentration des Substrats zur Bildung kurzgliedriger Hyphen übergehen, so möchte man der Ansicht zuneigen, daß das eigentümlich gedrungene Mycel der Torula- und Hormiscium-Arten einen durch hochkonzentrierten Nährboden herangezüchteten Anpassungszustand darstelle.

* * *

1) Dieser Pilz hat die angegebene Größe sogar in wesentlich kürzerer Zeit erreicht, nämlich vom 16. Nov. bis 5. Dez., also in 3 Wochen.

Zusammenfassung der Ergebnisse dieser Untersuchung.

1. Es ist unrichtig, wenn, was fast allgemein geschieht, die in der Natur auftretenden Rußtauüberzüge als etwas Einheitliches (individuelles) aufgefaßt werden. In weitaus den meisten Fällen — außer etwa bei den schwarzen Krusten des Gewächshausrußtaus (Fumago vagans) — handelt es sich um ein Gemenge von mehr oder weniger zahlreichen Pilzarten, die auf den honigtaubedeckten Blättern nebeneinander wachsen und eine scheinbar einheitliche Pilzdecke bilden.

2. Als Bestandteile einer Rußtaudecke kommen in Frage:

a) allverbreitete Schimmelpilze, z. B. Dematium pullulans, Cladosporium herbarum, zuweilen auch Pencillium-Arten, Botrytis cinerea, ferner Hefen, Bakterien.

b) Gewisse, offenbar dem zuckerreichen Substrat, besonders angepaßte, epiphytisch lebende und ziemlich regelmäßig wiederkehrende Pilze, z. B.:

Coniothecium-Arten, Atichia glomerulosa (diese beiden nicht Mycelfäden bildend), ferner Hormiscium pinophilum, Triposporium sp., und andere, die bisher nur unvollständig identifiziert werden konnten.

c) Wahrscheinlich auch viele andere Pilze, deren Sporen zufällig durch den Wind übertragen auf ein honigtaubedecktes Blatt fallen, hier keimen und ein (meist steriles) Mycel bilden.

So gelang es z. B. durch Aussaat des Mycels von Bulgaria polymorpha, Herpotrichia nigra, Xylaria hypoxylon u. a. in konzentrierten Zuckerlösungen (hängenden Tropfen) Mycelien zu erzielen, welche den Rußtauvegetationen in jeder Hinsicht glichen (dicke, braune, schwarze Zellschnüre, braune, schleimumhüllte Zellklumpen u. dgl.

3. Der Umstand, daß eine Rußtauvegetation in weitaus den meisten Fällen aus mehreren — wenn nicht vielen — verschiedenen Pilzarten zusammengesetzt ist, erklärt, warum man bei einfacher — deskriptiver — Untersuchung einer Rußtaudecke den Eindruck erhält, daß der betreffende Rußtaupilz äußerst vielgestaltig sei. Dieser Fehler ist von den mykologischen Systematikern häufig gemacht worden. Fruktifikationen der eine Rußtaudecke zusammensetzenden Pilze wurden als zusammengehörig angesehen und als verschiedene Fruchtformen eines und desselben Pilzes angesehen, z. B. Atichiapolster, Coniotheciumklumpen mit fadenbildenden Pilzen.

Ob die von Tulasne beschriebene außerordentliche Vielgestaltigkeit des Capnodium salicinum zu recht besteht oder auch nur eine scheinbare, und auf Zusammenauftreten mehrerer verschiedener Pilze zurückzuführen ist, müssen weitere Untersuchungen lehren. (Es war mir bisher leider nicht möglich, typisches Capnodium salicinum in Kultur zu bekommen.

4. Es ist sinnlos, Rußtauüberzüge im Herbarium aufzubewahren, und nur auf Grund mikroskopischer Untersuchung irgendwie zu benennen[1]). Eine sichere Bestimmung der den rußtaubildenden Pilze ist nur möglich an der Hand von Reinkulturen. Die Zusammensetzung wechselt von Fall zu Fall, wenn auch gewisse Arten mit einiger Regelmäßigkeit immer wiederkehren.

Soweit Herbarmaterial für die vorstehende Untersuchung verwendbar war, habe ich — außer den Sammlungen des Bot. Instituts der Forstakademie — mit gütiger Erlaubnis des Herrn Geheimrats Dr. Engler die in Betracht kommenden Materialien des Kgl. bot. Museums in Dahlem, die mir zu diesem Zweck für längere Zeit zur Verfügung gestellt wurden, benutzen können, wofür ich Herrn Geheimrat Engler auch an dieser Stelle meinen verbindlichen Dank ausspreche.

Botan. Institut der Kgl. Forstakademie Tharandt.

Literatur.

Arnaud, G., Contr. à l'étude des Fumagines. Ann. Ec. nat. agric. 1910, Bd. IX und Annales mycologies 1910.

de Bary, Die Pilze 1884.

Berlese, Prem. Contr. à l'étude de la morph. et biol. de Cladosporium et Dematium. Bull. soc. mycol. Fr. 1896.

Bernard, Sur quelques maladies de Citrus. Bull. Dép. de l'agric. aux Indes Néerl. 1907, Tome XI.

Briosi et Farneti, Intorno alla ruggine bianca dei Limoni. Att. Istit. bot. Pavia 1904, Vol. X.

Brefeld, Untersuchungen auf dem Gesamtgebiet der Mykologie. 1872—1910.

Cattaneo, Sui microfiti che producono la malattia . . . . mal di nero, Fumagine etc. Arch. Lab. bot. critt. Pavia 1879.

Cotton, The genus Atichia. Bull. Misc. Inf. B. Bot. Garden Kew 1914.

Dangeard, L'origine du Perithèce chez les Ascomycètes. Le Botaniste 1907.

Eckley-Lechmere, A., Eine epiphyllische Ulothrix. Naturw. Zeitschr. f. Forst- und Landw. 1915.

---

1) Mit gleichem Recht könnte man die Pilz- oder Bakterienflora einer Erdprobe, oder die Bakterienflora, die sich an unseren Händen oder im Mund usw. ansiedelt, als etwas Einheitliches ansehen, was aber niemand einfallen wird.

Fawcett, Cladiosporium Citri etc. Mycologia 1911.
Flotow, Über Collemaceen. Linnaea 1850, Bd. XXIII.
Frank, Die Krankheiten der Pflanzen, 3. Aufl., 1895.
Gay, Flora de Chile, Bd. VII, 1852.
Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen II, 1893.
v. Höhnel, Fragmente zur Mykologie. Sitzungsber. k. k. Ak. Wiss. Wien 1902 bis 1916.
Ders., Atichia Treubii v. Höhn. Ebenda 1909.
Johow, Estudios sobre la Flora de las Islas de Juan Fernandez. Santiago 1896.
Kikx, Flore cryptog. des Flandres 1867, Bd. I.
Lindner, Mikroskopische Betriebskontrolle, 2. Aufl., 1898.
Lüstner, Der Rußtau der Rebe. Mitt. Weinbau und Kellerw. 1902.
Mangin et Patouillard, Les Atichiales. C. r. Ac. Sc. Paris 1912, Tome CLIX.
Millardet, Sur un cryptogame nouveau. Actes Soc. helv. sc. nat. 1866.
Ders., Mémoire pour servir à l'histoire des Collemacées. Mem. Soc. sc. nat. Strasb. 1870.
Münch, Die Blaufäule des Nadelholzes. Naturw. Zeitschr. f. Forst- und Landw. 1907.
Neger, Über Antennaria scoriadea. Zentralbl. f. Bakteriol. und Parasitenk., Abt. II, Bd. I, 1895.
Ders., Über eine neue Fruchtform eines Fumago-ähnlichen Pilzes. Ebenda 1896, Bd. II.
Ders., Einige mykologische Beobachtungen aus Südamerika und Spanien. Ebenda 1907, Bd. XX.
Ders., Über Hypocreaceen mit urocystisähnlicher Nebenfruchtform. Mykologisches Zentralbl. 1914.
Oltmanns, Morphologie und Biologie der Algen 1904/5.
Patouillard, N., Description de quelques champignons nouveaux. Bull. soc. Myc. France, Tome XX, 1904.
Ders., Champignons receuilis par M. Seurat dans la polynésie. Ebenda 1906, Tome XXII.
Raciborski, Parasitische Algen und Pilze Javas. Ann. Bot Inst. Buitenz. 1900.
Ders., Parasitische und epiphytische Pilze Javas. Bull. Ac. Sc. Cracovie 1909.
Schostakowitsch, Bedingungen der Conidienbildung bei den Rußtaupilzen. Flora 1895, Bd. LXXXI.
Skerst, Beiträge zur Kenntnis von Dem. pullulans. Wochenschr. f. Brauerei 1898, Bd. XV.
Sydow, H. et O., Novae fungorum species. Annales mycologici 1904, Tome II.
Tulasne, Selecta fungorum carpologia 1861—65.
Vuillemin, Seuratei pinicola. Bull. soc. mycol. France 1906, Tome XXII.
Ders., Le genre Seuratia et ses connexions avec les Capnodium. Comptes rendus Ac. Sc. Paris 1908.
Wagner, Über eine neue Ascomycetengattung aus Java. Österr. Bot. Zeitschr. 1900, Bd. I.
Zimmermann, Capnodium javanicum. Zentralbl. f. Bakt. u. Parasitenk. 1902, II. Abt., Bd. VIII.
Zopf, Die Conidienfrüchte von Fumago. Nova acta Leop. Karol. Ak. 1878, Bd. XL.
Ders., Die Pilze. 1890.

Beiträge zur Morphologie der polyandrischen Blüten.

Von **Max Hirmer.**

(Mit Tafel I—XI.)

Bei Betrachtung der morphologischen Verhältnisse der polyandrischen Blüten fragt es sich, von welchem Standpunkt ausgegangen wird: ob man in der Polyandrie die ursprüngliche Gestaltungsform der Angiospermenblüte sieht, oder ob man sie vom diplostemonen Blütentypus ableitet. Diese letztere Auffassung hatte bereits ihre Anhänger, bevor noch entwicklungsgeschichtliche Tatsachen bekannt waren. Man stellte sich vor, daß Polyandrie durch vielfache Verdoppelung (Dédoublement) der Staminalglieder entstanden sei. Wie das Dédoublement dabei vor sich gehen sollte, wurde von Dunal und Mocquin-Tandon, die den Begriff einführten, nicht weiter ausgeführt. Später an der Hand der entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen von Hofmeister und Payer schien dann die Theorie eine kräftige Stütze zu gewinnen durch die Entdeckung der Primordien, jener leicht aufgewölbten Partien des Blütenbodens, auf welchen immer zuerst und oft auch allein die Anlage des Androeceums erfolgt. Sie sollten die Primitivanlagen der sich verzweigenden Staubblätter darstellen. Hier sei gleich vorweg genommen, daß kein Beweis vorliegt, sie als solche aufzufassen, daß sie vielmehr auf Grund der ausgeführten Untersuchungen nur als im Wachstum geförderte Partien des Blütenbodens anzusprechen sind, wie überhaupt im weiteren auszuführen sein wird, daß sich die Organanlage bei eintretender Reduktion der Glieder oft nicht gleichmäßig über die ganze Vegetationszone hin erstreckt, sondern auf bestimmte Sektoren beschränkt.

Wenn aber immerhin, indem die Primordien in der oben angeführten Weise mißgedeutet wurden, in ihnen noch ein Hinweis auf Dédoublement gesehen werden konnte, so sprachen Fälle mit einer ringsum gleichmäßig erfolgenden Organanlage (vgl. Rosaceen, Cistaceen u. a.) um so eindringlicher dagegen. Auch hier war ein Teil der Anhänger der Dédoublementstheorie konsequent genug, um eine völlige Verwachsung der Ränder der dédoublierenden Anlagen anzunehmen und das Dédoublement für kongenital zu erklären.

Wenn sich nun schon gegen eine derartige rein willkürliche Deutung, die durch gar keine entwicklungsgeschichtlichen Tatsachen gestützt war, mit Hofmeister als erstem Stimmen erhoben, so gelangte

in den letzten Jahrzehnten des vorigen Jahrhunderts auch die zweite eingangs erwähnte Auffassung von der Ursprünglichkeit der Polyandrie zum Wort. Goebel als erster und nach ihm Čelakovsky sind die Hauptvertreter dieser Anschauung, die eine Hauptstütze schon von vornherein darin findet, daß innerhalb des gesamten Organismenreiches die Vielzahl der Organe und Glieder den phylogenetisch ursprünglicheren Typen entspricht. Da aber trotz eingehender Arbeiten der genannten Morphologen dennoch in der neuesten Literatur über Blütenbau und -ableitung (Wettstein 1911, Warming-Moebius 1911, Pax 1890, Murbeck 1912, Engler u. a.) immer wieder die alte Dédoublementstheorie aufgenommen und weiter vertreten wurde, so schien es wünschenswert, an der Hand möglichst zahlreicher dafür in Betracht kommender Familien nochmals eingehende entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen zu unternehmen und experimentell soweit als möglich zu vervollständigen. Hierbei wird die Ursprünglichkeit der Vielzahl dann als erwiesen zu betrachten sein, wenn es innerhalb einer reichgliedrigen Art, einer Familie oder Gattung gelingen wird, die innerhalb der ganzen Familie vergleichend morphologisch aufgestellte Reihe in sich deckender Weise künstlich zur Wiederholung zu veranlassen.

In entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht bieten die polyandrischen Blüten drei Typen:

Papaveraceentyp.

Nach Anlage der Kelch- und Blumenblätter stellt der Vegetationspunkt eine kuchenförmige Erhebung dar. Staubblätter und zuletzt Karpiden entstehen in zentripetaler Reihenfolge. Das embryonale Gewebe bleibt am längsten erhalten im Sproßzentrum.

Cistaceentyp.

Der Vegetationspunkt hat im wesentlichen die gleiche Gestalt wie im vorhergehendem Fall; indes bestehen nach Kelch- und Blumenblattanlage noch zwei embryonale Zonen: Die eine, in der Blütenmitte, liefert die Karpiden, die andere, oberhalb dem Perianth eingeschaltet, liefert die Staubblattanlagen und zwar in zentrifugaler Reihenfolge.

Rosaceentyp.

Der Blütenboden ist in seiner Mitte trichterförmig eingetieft; von den zwei embryonalen Zonen liefert die eine und zentrale die Karpiden, eine zweite unterhalb des Perianths die Staubblätter in zentripetaler Entstehungsfolge.

Cistaceae. (Taf. I.)

Cistus. Sektion Erythrocistus.

C. polymorphus (Fig. 1). Die Anlage des Kelches, der fünf gleich große Blätter, zwei äußere und drei sich konvolutiv deckende innere zeigt, erfolgt nach zwei Fünftel. Annähernd in Alternanz damit treten die fünf Petalen auf. Episepal folgen dann am Rande des kuchenförmigen Blütenbodens die ersten fünf Stamina, zwischen ihnen dann fünf epipetale, und in den noch bestehenden Zwischenräumen zwischen diesen ersten 10 Staubblättern noch deren weitere 10. Damit ist ein Komplexquirl von im ganzen 20 genau in einer Höhe stehenden Staubblättern erreicht; mit ihm alterniert ein zweiter zwanzigliedriger, mit diesem ein weiterer mit annähernd gleicher Gliederzahl usw. Gleichzeitig mit Anlage der letzten Glieder des Androeceums erfolgt auch die der fünf epipetalen Karpiden.

Sektion Ledonia.

Neben Formen, bei welchen der Kelch aus fünf annähernd gleich großen Teilen besteht, obwohl auch schon hier die beiden ersten und äußeren aus dem engeren Zusammenschluß mit den drei inneren gedrängt sind, gibt es Arten, bei welchen die zwei äußeren Kelchblätter hinter den drei inneren an Größe erheblich zurückbleiben, so daß also hinsichtlich des Kelches die gleichen Verhältnisse vorliegen, wie bei den meisten Arten der Gattung:

Helianthemum.

H. polifolium (Fig. 2 und 3). Die ersten Stadien der Kelchentwicklung stimmen mit der von Cistus polymorphus überein, sehr bald aber bleiben Sepalum 1 und 2 wesentlich hinter den drei übrigen zurück. Bei den Blumenblättern (Fig. 4) ist die bei Cistus schon sichtbare Verschiebung ebenfalls vorhanden. Wie ein Mikrotomschnitt durch eine ganz junge Blüte zeigt, fallen je zwei Petala über Sepalum 1 und 3 und das fünfte vor den Zwischenraum zwischen Sepalum 3 und 5. Mit den Petalen alternierend treten dann wie bei Cistus die ersten fünf Stamina auf und in den Zwischenräumen zwischen ihnen fünf weitere. Damit ist bei Helianthemum der erste Komplexquirl geschlossen, ihm folgen alternierend bzw. supraponiert weitere zehnzählige. Dabei ist zu bemerken, daß, wie auch bei Cistus, zwar die ersten zwei fünfzähligen Staminalwirtel simultan angelegt werden, die Glieder der folgenden

Wirtel aber ohne Regelmäßigkeit auftreten, so daß man wohl in räumlicher, nicht aber in zeitlicher Hinsicht von Wirteln reden kann. Die Anlage dieser Stamina erfolgt jeweils da, wo zwischen den bereits vorhandenen Anlagen der Blütenboden tangential weiter an Ausdehnung gewonnen hat. Mit der geringeren Vielzähligkeit der Quirle gegenüber Cistus mag im Zusammenhange stehen, daß bei ungefähr gleicher Größe der ersten Staminalanlagen der Blütenboden bei Helianthemum erheblich kleiner ist; unter den gleichen Gesichtspunkt, nämlich den der Reduktion, ist dann auch die Tatsache zu bringen, daß bei Cistus die Karpiden in Fünfzahl, bei Helianthemum nur zu dreien angelegt werden. In beiden Fällen ist die verbleibende Blütenbodenmitte durch die Sporophylle ganz aufgebraucht, im einen Fall durch fünf Karpiden und anschließende zwanzigzählige Staminalwirtel, im anderen durch drei Karpiden und zehngliedrige Staubblattkreise.

Bevor wir uns der Betrachtung der noch weiter reduzierten Cistineen zuwenden, mögen hier die Darstellungen und morphologischen Deutungen früherer Autoren Erwähnung finden.

1. Die Stellung der Petalen betreffend:

Payer gibt sie als alternisepal an. Spach als nicht genau mit den Sepalen alternierend. Eichler erklärt: „Wenn sich die drei inneren Kelchblätter schon vor Anlage der Krone stark verbreitern, so mußte der beste Platz für die Entstehung der Petalen über den drei zwischen ihnen befindlichen Lücken sein", für die übrigen wäre dann der meiste Raum über den Sepalen 4 und 5, was aus seiner Fig. 90 *A* ersichtlich sei. Damit nimmt Eichler eine nicht simultane Entstehung der Krone an, denn nur so wäre es möglich, daß sich die zwei Petalen über Sepalum 4 und 5 nach den drei anderen richten. Eine sukzedane Kronenanlage ist aber nicht zu ersehen. Wenn wir nun die noch zu besprechenden Cistineen betrachten, so sehen wir am Ende der aufzustellenden Reihe in Lechea eine Form, bei der mit Ausnahme des Kelches, der fünfzählig und dem von Helianthemum gleich ist, alle übrigen Blütenglieder und somit auch die Blumenblätter auf die Dreizahl reduziert sind. Es ist naheliegend bei Cistus und Helianthemum das Anfangsstadium eines Vorganges zu sehen, den Čelakovsky als negatives kollaterales Dédoublement bezeichnet und in anderen Fällen oft nachgewiesen hat. Wir hätten also unter mehr oder minder fortgeschrittener Loslösung der zwei äußeren Sepalen und der damit verbundenen Reduktion des Kelches schon bei Cistus und Helianthemum ein entsprechendes Zusammenrücken je zweier Glieder

des nächst höheren Gürtels vor die Zwischenräume der ausfallenden Glieder, die dann bei Lechea zur völligen Verschmelzung geführt hat.

2. Androeceum.

Payer nimmt zwei Kreise an, einen zuerst angelegten episepalen, der nicht dédoubliert, und einen dédoublierenden epitalen. Auf diesen letzteren wäre dann die Vielzahl der Stamina zurückzuführen. Eichler nimmt auf Grund weiter unten zu besprechender anatomischer Verhältnisse Dédoublement des episepalen Kreises an. Hofmeister faßt die Entwicklungsgeschichte des Cistineenandroeceums als Beispiel auf für Einschaltung neuer Blätter unterhalb bereits gebildeter, Goebel weist darauf hin, daß Blütensprosse durch die Begrenztheit ihres Wachstums prinzipiell von vegativen Sprossen verschieden sind, und daß bei einem begrenzten Sproßsystem nicht immer das embryonale Gewebe als Vegetationspunkt am Gipfel der Achse zu liegen braucht, vielmehr auch als Gürtel unter demselben vorhanden sein kann, daß aber kein Grund vorliegt, Dédoublement eines oder zweier Blütenkreise anzunehmen, da der vorliegende Entwicklungsgang nur Einen der mehreren Entwicklungsmöglichkeiten darstellt. Čelakovsky endlich wendet sich desgleichen gegen Eichler's und Payer's Forderung eines positiven Dédoublements, indem er hinweist, daß es ein befremdliches Mißverhältnis wäre, wenn fünf epipetale oder fünf episepale — je nach der Ansicht Payer's oder Eichler's — Stamina für ganze Blätter gelten sollten, alle übrigen, die ganz ebenso entstehen und aussehen, als Abschnitte von fünf Gliedern eines zweiten Quirls. Wenn Čelakovsky so einesteils gegen die Eichler-Payer-Pax-Auffassung auftritt, so fügte er, nicht zufrieden mit der Hofmeister-Goebelschen nur entwicklungsgeschichtlichen Angabe noch eine phylogenetische Interpretation hinzu. Wie auch Goebel geht er von der Ansicht aus, daß die angiospermen Blüten sich von hochpolyandrischen Formen ableiten. Statt indes den im Cistineentyp auftretenden Entwicklungsgang als Einen der möglichen und mehreren Entwicklungsgänge, den eine polyandrische Blüte nehmen kann, anzusehen, betrachtet er ihn bereits unter dem Gesichtspunkte der Reduktionserscheinung, indem nach ihm nur die rein akropetale Anlegungsfolge, wie sie zum Beispiel bei den Papaveraceen auftritt, als phylogenetisch alt anzusehen wäre. Nach ihm herrschten dann innerhalb der Cistineenblüte zwei Entwicklungstendenzen, eine junge, die zur Reduktion drängt und der gemäß statt zahlreicher Kreise nur einer gebildet wird und eine ursprüngliche Tendenz, die die Polyandrie noch aufrecht erhält. Das Resultat des Tendenzenwettkampfes wäre dann die vorauseilende Anlage des inneren Kreises, die sukzessive Verspätung der unteren Kreise.

Eine wesentliche Stütze für die Annahme einer phylogenetisch-jungen Bildungstendenz sieht Čelakovsky darin, daß der oberste Kreis, der dieser Tendenz zufolge allein übrig bleiben soll, in normaler Alternanz mit den Petalen und Karpiden auftritt. Es ist indes dieser Beweis nicht stichhaltig. Anlagen, die räumlich voneinander soweit entfernt auftreten, können, aber müssen nicht die Alternanzgesetze einhalten; das wird im folgenden noch öfters gezeigt werden; darauf hat auch schon Goebel hingewiesen. Wenn weiterhin angenommen wird, daß sich der Cistineentyp phylogenetisch vom Papaveraceentyp ableitet, so ist diese Ansicht überhaupt durch nichts gestützt. Es ist vielmehr gar nicht wahrscheinlich, daß Oligandrie aus Polyandrie mit akropetaler Entwicklungsfolge nur auf dem Umweg über Polyandrie mit zentrifugaler Organanlage zustande kommen kann; vielmehr wird unten zu zeigen sein, daß sich Oligandrie direkt von akropetal sich entwickelnden polyandrischen Blüten entweder durch Primordienbildung (Myrtaceae) oder durch alleinige Anlage der sonst zuerst entstehenden Stamina (Papaveraceae, Agrimonia, Malvaceae) ableiten läßt.

Zuletzt möge noch die Leitbündelanordnung Erwähnung finden, um hier, wie oft noch im Verlauf der Arbeit zu zeigen, daß der Strangverlauf zur Beurteilung morphologischer Verhältnisse nicht geeignet ist. Darauf haben Goebel und Čelakovsky vielfach und nachdrücklich hingewiesen; auch Eichler sieht in der Gefäßbündeldifferenzierung nur „ein sekundäres Moment, das durch die Disposition und Ausbildung der Phyllome sowie durch die Konfiguration der Achse bedingt wird.“ Nichtsdestoweniger wendet er im Falle von Cistus und Helianthemum dennoch die anatomische Methode zur Bekräftigung seiner Dédoublementtheorie an; er findet bei Cistus acutifolius fünf kräftige alternipetale und fünf schwache epipetale Leitbündel, bei Helianthemum ledifolium fünf ebenfalls kräftig entwickelte alternipetale Bündel, aber die epipetalen nur vereinzelt angelegt, um bei Helianthemum vulgare ganz zu schwinden. Aus diesen Tatsachen schließt Eichler auf einen bei Cistus dédoublierenden alternisepalen Staubblattkreis und einen einfachen epipetalen, — entgegen der entgegengesetzten Annahme Payer's —, bei Helianthemum dagegen würde das Androeceum aus einem einzigen alternipetalen Kreise bestehen, wie auch aus seiner Fig. 90 *B* hervorgeht.

Nun zeigt die Entwicklungsgeschichte des Androeceums sowohl bei Cistus als auch bei Helianthemum — und hierin stimmen sämtliche Autoren: Payer, Hofmeister, Goebel und meine Untersuchung überein, daß nach den fünf alternipetalen fünf epipetale Stamina angelegt werden. Was entsprechend der Eichler'schen Theorie aus den letzteren

bei Helianthemum werden soll, ist nicht abzusehen. Sie müßten ihr zuliebe wieder verschwinden, was sie indess nicht tun, da sie bis in ziemlich alte Entwicklungsstadien deutlich verfolgbar sind. Wenn sie jedoch im einen Fall ein eigenes Leitbündel besitzen, im anderen sich dem benachbarten alternipetalen anschließen, so ist das durchaus nicht befremdend. Wir werden später bei Tilia wieder finden, daß sich die Stränge der einzelnen Glieder einer Organkategorie, hier der Petalen, immer, und gewöhnlich im gleichen Drehungssinn, denen der Nachbargruppe einfügen. Daß aber abgesehen davon zwei ganz gleiche Entwicklungsvorgänge, wie sie doch bei Cistus und Helianthemum im wesentlichen vorliegen, im einen Fall auf Dédoublieren zweier Staminalkreise, im anderen nur auf Dédoublement eines Kreises zurückzuführen sein sollen, ist schon von Haus aus recht unwahrscheinlich.

Wir wenden uns wieder der Betrachtung der Cistineenreihe zu, und zwar der der reduzierten[1]) Formen.

Dem oben geschilderten polyandrischen Helianthemumtyp steht nahe Helianthemum ledifolium (Fig. 5). Die ersten Entwicklungsstadien verlaufen gleich: fünf alternipetale Stamina als erste Anlagen, fünf epipetale in den Zwischenräumen; tiefer folgt auf dem mehr kegelförmig gewölbten Vegetationspunkt ein mehr oder minder zehnzähliger Wirtel. Das Auftreten seiner Glieder erfolgt da wieder zuerst oder ausschließlich, wo vor den 10 Erstlingsstaubblättern der verhältnismäßig größte Raum zur Verfügung steht. Damit ist die Anlage des Androeceums vollendet. Die Karpiden stehen über den drei großen Sepalen.

Wenn hier noch die Fünfzahl im Androeceum die herrschende ist, ist es bei Helianthemum salicifolium (Fig. 6 und 7) auf die Dreizahl reduziert. Drei Stamina stehen zwischen den später angelegten Karpiden und im Interstitium der ersteren ein bis zwei weitere Staminalanlagen, je nach dem zur Verfügung stehenden Raum; mit ihnen alterniert ein weiterer, ungefähr ebensoviel zähliger Staminalkreis. Damit ist auch hier die Organanlage vollendet. Die drei Karpiden alternieren wieder, wie bei den meisten Helianthemum-Arten mit den drei großen Sepalen; im übrigen dürfte in dieser Hinsicht bei H. ledifolium und salicifolium nicht besondere Konstanz herrschen, nicht einmal innerhalb der Blüten einer Pflanze, wenigstens bei dem mir vorliegenden Herbarmaterial.

---

1) Daß es sich bei der Annahme einer Reduktion tatsächlich um eine solche handelt, beweist hier, wie in den übrigen Familien, wo gleichfalls von reduzierten Formen zu sprechen sein wird, die Tatsache, daß überall nur noch die sonst zuerst auftretenden Glieder erhalten bleiben.

Wenn wir bisher innerhalb des Gynoeceums die Dreizahl erreicht finden, desgleichen bei H. salicifolium auch schon innerhalb des Androeceums, wenn der Kelch bei einigen Cistus-Arten und bei Helianthemum der Dreizahl zuneigt und das jeweilige Zusammenrücken je zweier Petala vor einem gehemmten Sepalum auf das Wirken der gleichen Reduktionstendenz auch innerhalb der Krone hinweist, so kommt sie auch was die Petalen betrifft, ganz zur Geltung bei:

Lechea.

Sehen wir von den zwei äußeren kleinen Sepalen ab, die hier gleichfalls ganz aus dem Verband gelöst sind, so liegt bei L. Drummondii (Fig. 8 und 9) eine völlig dreizählige Blüte vor. Alternierend mit den drei großen Sepalen treten die drei Blumenblätter auf. Hoch über ihnen, aber trotzdem in Alternanz die drei ersten Stamina auf dem kegelförmig hochgewölbten Vegetationspunkt; zwischen ihnen etwas tiefer je ein bis zwei Stamina und stellenweise noch einige weitere alternierende Anlagen. Epipetal wird das Gynoeceum angelegt.

Damit ist die Reduktionsmöglichkeit innerhalb der Gattung noch nicht abgeschlossen. Nach Eichler hat Lechea thymifolia nur noch drei alterni- und drei epipetale Stamina, Lechea mexicana nur noch deren drei episepale. Wenn Eichler die Mehrzahl der Stamina bei Lechea Drummondii wieder auf Dédoublement zurückführt, so ist dies wieder so unbewiesen, wie bei den übrigen Cistineen. Wir sehen nirgends etwas von Spaltung einer sonst nur ein Organ liefernden Anlage, vielmehr ist da, wo zwei Stamina an Stelle eines auftreten, infolge intensiveren Tangentialwachstums des Blütenbodens von vornherein der Raum erheblich größer, als da, wo nur eine Anlage erfolgt. Wir müssen annehmen, daß vielmehr im letzteren Falle das geringe Wachstum des Vegetationskegels auf die Anlage der Organe beschränkend einwirkt.

Hypericaceae. (Taf. II.)

Innerhalb dieser Familie sind zwei entwicklungsgeschichtliche Typen zu unterscheiden: Der eine entspricht im wesentlichen dem bei den Cistineen geschilderten, der andere stellt ein Reduktionsprodukt des ersteren dar, indem die Staubblattbildung auf einzelne Sektoren des Blütenbodens beschränkt ist.

Brathys.

Brathys prolifica mag als Beispiel des ersten Entwicklungsganges angeführt sein. Nach Anlage des Kelches, der nach zwei Fünftel entsteht, treten die Petalen auf, die schon ansehnliche Größe erreichen,

noch ehe auf dem kuchenförmigen fünfeckigen Blütenboden die ersten Staminalanlagen sichtbar sind (Fig. 4). Diese beginnen mit einem Komplexquirl von 15 Gliedern, fünf episepalen und im Zwischenraum je zwei epipetalen (Fig. 1). Welche von ihnen zuerst angelegt werden, konnte nicht entschieden werden, da das vorliegende Herbarmaterial zu wenig ganz junge Entwicklungsstadien enthielt. Die folgenden Stamina sind bei weitem nicht mehr so regelmäßig angelegt, als dies bei den polyandrischen Cistineen der Fall war. Auch übertreffen ihre Quirle, soweit sich überhaupt ihre Zusammengehörigkeit feststellen läßt, den ersten Staubblattkreis an Zahl fast um das Doppelte. Dies erklärt sich, indem einesteils die Größe ihrer ersten Anlagen etwas hinter der der Erstlingsstamina zurücksteht, anderenteils: während bei den polyandrischen Cistineen die Erstlingsstamina dem Rande des kuchenförmigen Blütenbodens sehr nahe, die übrigen an der zum Rande fast vertikal aufsteigenden Böschung stehen, so daß alle Kreise übereinander angeordnet sind, kommen bei Brathys prolifica sämtliche Kreise nebeneinander zu liegen, indem sie auf dem zwischen den Karpiden und den Petalen befindlichen Staminalwall angelegt werden. Dabei ist klar, daß entsprechend dem jeweils größeren Umfang der einzelnen Ringe auch in jedem Ring jeweils mehr Stamina zur Anlage kommen. Verhältnismäßig früh schon ungefähr gleichzeitig mit dem Auftreten der ersten Staubblätter treten die drei Karpiden in Erscheinung.

Der hiermit geschilderte Entwicklungsgang stimmt mit den Angaben Payer's nicht überein. Er gibt fünf Primordien an, die erst getrennt angelegt, schließlich ineinander verschmelzen sollen. Da nun die Primordien auf Fig. 20 seiner Taf. I epipetal, auf Fig. 21 jedoch episepal stehen, so mag, da ja von den Primordien bei meinen Untersuchungen überhaupt nichts zu sehen war, wohl im ganzen ein Irrtum vorliegen. Übrigens geht aus meiner Fig. 1 deutlich hervor, daß die ersten 15 Stamina ziemlich gleichzeitig angelegt werden, was aus ihrer ungefähr gleichen Größe leicht zu erschließen ist. Bei Payer indes entstünden nach seiner Fig. 21 die episepalen lange vor den anderen; auch schritte von ihnen aus die Entwicklung lateral und zentrifugal fort, was wiederum unrichtig ist. Zuletzt sei noch darauf hingewiesen, daß eine derartige Fülle von Staubblättern, wie sie Payer's Fig. 23 zeigt und seine Fig. 21 schon vermuten läßt, auch bei den mir zur Verfügung stehenden ausgewachsenen Blüten bei weitem nicht nachzuweisen war. Es müßten nach Payer's Zeichnungen 700 bis 800 Stamina vorhanden sein, was bei so kleinen Blüten, wie sie die Brathys-Arten besitzen, schon von vornherein unmöglich ist. Man

vergleiche beispielshalber die unten zu besprechende Lecythidacee Couroupita, die wirklich eine Gesamtzahl von ungefähr 500 Stamina aufweist. Hier ist aber die Knospe schon bei Anlage der ersten Glieder in ihrem Durchmesser gut so groß, als die fertige Brathysblüte.

Neben polyandrischen Blüten, wie sie die eben geschilderte Art vertrat, enthält die Gattung Brathys innerhalb der Sektion Spachium auch stark reduzierte Formen, von denen Brathys Drumondii als Beispiel erwähnt sei (Fig. 2 und 3). Ebenso wie der Vegetationspunkt bei den oligandrischen Cistineen kegelförmige Gestalt annahm, gegenüber der kuchenförmigen, die er bei den polyandrischen Formen gezeigt hatte, so geht der Blütenboden auch bei den oligandrischen Brathys-Arten von der kuchenförmigen der polyandrischen Arten, in die kegelförmige Form über. An ihm entstehen nach Anlage der Kelch- und Blumenblätter in ziemlicher Höhe über den letzteren und ihnen supraponiert die ersten Staminalhöcker, unter ihnen je ein bis zwei weitere Anlagen.

Wenn so die reduzierten Formen durch Unterdrückung der letzten Wirtel direkt sich von den polyandrischen ableiten, so ist damit die Entwicklungsmöglichkeit nicht erschöpft, vielmehr gibt es, wie einleitend erwähnt, einen zweiten Reduktionsmodus innerhalb der Familie der Hypericaceen, den der Abfelderung in sterile und fertile Partien des Blütenbodens, deren letztere seit Payer den Namen Primordien führen. Die Gattung

Hypericum

zeigt einen derartigen Entwicklungsgang.

A. Pentagyne Arten.

H. lysimachioides und H. calycinum (Fig. 5). Nach Anlage des nach zwei Fünftel entstehenden Kelches ist der Blütenboden halbkugelig gewölbt; auf ihm entstehen alternierend mit den Kelchblättern fünf Höcker, die im Laufe der Entwicklung schnell an Umfang zunehmen, während unter ihnen fünf weitere Erhebungen auftreten, die Anlagen der Petalen. Etwas später auf den ihnen supraponierten Höckern erscheinen die ersten Stamina, erst eines oben in der Mitte, dann daran anschließend je eines links und rechts und alternierend damit zwei weitere eine Reihe tiefer, bis im weiteren Verlaufe der Entwicklung schließlich jedes Primordium mit Anlagen voll besetzt ist. Noch ehe dies vollendet ist, treten episepal die fünf Fruchtblätter auf. Indem zuletzt die Insertionszone der Stamina der einzelnen Primordien etwas wächst, bilden sich die schon den noch nicht entwicklungsgeschichtlich arbeitenden Botanikern bekannten Adelphien.

B. Sektion Androsaemum.

Der eben geschilderte Entwicklungsgang ist im wesentlichen der gleiche, bei Androsaemum officinale, nur daß die Karpiden hier in Dreizahl angelegt werden. Dies leitet über zu den

C. trigynen Hypericum-Arten,

von denen H. perforatum (Fig. 6) untersucht wurde. Nach Anlage des Kelches, die wie bei den vorgenannten Hypericum-Arten erfolgt, treten auf dem etwas über halbkugeligen Blütenvegetationspunkt drei Höcker auf, je einer über Sepalum 4 und 5, der dritte über dem Zwischenraum zwischen Sepalum 1 und 3. Der Vegetationspunkt hat jetzt die Form einer flachen oben abgestumpften dreiseitigen Pyramide mit sphärischen Flächen. Hierauf werden etwas tiefer die fünf Petalanlagen sichtbar, während gleichzeitig die drei Höcker entsprechend an Größe zunehmen, doch so, daß die vor Spalum 4 und 5 stehenden den dritten an Umfang ein gutes Stück übertreffen. Hierauf tritt überall auf jedem Primordium in der Mitte das erste Stamen in Erscheinung, dem sich die übrigen in der oben geschilderten Weise anschließen.

Neben diesen Formen, bei welchen der sterile Sektor sich nicht weiter mehr an der Ausbildung der Blüte beteiligt, ist bei den Sektionen Elodes, Elodea, Triadenia und Adenotrias zwischen den Staminalgruppen ein Nektarium eingeschaltet. Wenn wir die Entwicklungsgeschichte von H. aegyptiacum und dem unten noch zu besprechenden H. Elodes betrachten, so treten die Nektarienanlagen erst lange nach der der Stamina auf. Ob sie als Teile des Androeceums anzusehen sind oder nicht, ist nicht zu entscheiden. Wenn man sie unter diesem Gesichtspunkt betrachtet, ist jedenfalls daran festzuhalten, daß sie nicht ein einzelnes Staminodium darstellen, sondern eine ganze sterile Partie des Blütenbodens, dafür sprechen entschieden die zahlreichen Leitbündelrudimente (Fig. 9). Daß derartige Partien doch schließlich auf die Bildung nur eines einzigen Staminodiums rückgebildet werden können, dafür dürften die Gattungen Vismia, Psorospermum und Haronga sprechen, deren Entwicklungsgeschichte zu untersuchen allerdings nicht Gelegenheit gegeben war.

Wenden wir uns nochmals zu den trigynen Hypericum-Arten, so liegt der Gedanke nahe, die zwei größeren der drei Staminalgruppen entsprächen jeweils je zweien der pentagynen Arten. Dies scheint in der Tat um so wahrscheinlicher, als erstens die Gruppe zwischen Sepalum 1 und 3 schon in der Anlage kleiner ist als die beiden Gruppen vor Sepalum 4 und 5, als ferner erstere genau über einem Petalum

steht, während die beiden anderen sich über deren je zwei hin erstrecken. Daß diese Größendifferenz nicht nur im ersten Entwicklungsstadium durch eine etwa nicht simultane Entstehung der drei Primordien zu erklären ist, sondern, daß sich ihre Doppelnatur auch im ausgewachsenen Zustand in der Zahl der auf den einzelnen Primordien plazierten Stamina ausdrückt, erhellt aus folgenden Durchschnittszahlen:

	K 5	K 4	K 1/3
Hypericum perforatum	22	23	16
„ aegyptiacum	18	18	10
„ Elodes	5	4	3

Das zwischen den Gruppen vor Sepalum 4 und 5 auch kleinere Ungleichheiten herrschen können, entspricht der bei Agrimonia noch eingehender zu besprechenden ungleichmäßigen Ausbildung der einzelnen Blütensektoren; sie möge an Hypericum perforatum demonstriert sein:

K 4:	23,	22,	22,	21,	32,	19,	28,	24,	Durchschnitt: 23
K 5:	22,	24,	16,	22,	22,	20,	23,	26,	„ 22
K 1/3:	18,	19,	16,	12,	19,	13,	19,	16,	„ 16

Wenn so schon der Vergleich der normalen Blüten und deren Entwicklung die Annahme einer Verschmelzung von je zwei Staminalgruppen wahrscheinlich macht und ihre enge Beziehung zu den Karpiden deutlich hervortritt, so dienen folgende abnorme Fälle noch zu weiterem Beweis:

1. Androsaemum officinale, das bei drei Karpiden normal fünf Staminalgruppen besitzt, zeigte an im Spätherbst — Mitte Oktober — 1916 abgenommenen sehr jungen Blüten in zwei Fällen Verschmelzung je zweier Staminalgruppen, einmal vor Sepalum 4, das andere Mal vor Sepalum 5. Die anderen drei Gruppen waren jedesmal wie in gewöhnlichen Fällen normal ausgebildet.

2. Umgekehrt zeigte eine junge Blüte von Hypericum aegyptiacum (Fig. 8) statt der gewöhnlichen Dreizahl der Karpiden deren vier, und zwar vor Sepalum 1, 3, 5, und zwischen Sepalum 2 und 4, und im Zusammenhange damit auch wieder Auseinanderweichen der Staminalgruppe vor Sepalum 5 in zwei getrennte Partien, die dann wie bei den pentagynen Formen vor die zwischen Sepalum 2 und 5 und Sepalum 3 und 5 stehenden Petalen fielen, wobei folgende Zahlen in den einzelnen Gruppen vorhanden waren:

K 1/3: 8,
K 4: 14,
K 3/5: 8,
K 2/5: 9.

Damit dürfte für die trigynen Hypericum-Arten eine tatsächliche Verschmelzung der ursprünglich fünf getrennten Abschnitte — natürlich nur phylogenetisch gedacht — erwiesen sein. Payer selbst hat einer solchen Deutung bereits zugeneigt, ohne sie jedoch klar auszusprechen oder zu beweisen, Eichler dagegen hat sie als unnötige Fiktion zurückgewiesen.

Am Ende der zu betrachtenden Hypericaceenreihe sei endlich noch Hypericum Elodes erwähnt (Fig. 7). Hier unterbleibt die Bildung von Primordien. Die wenigen Stamina treten auf, nachdem sich der Blütenboden an den entsprechenden Stellen also vor Sepalum 1/3, 4 und 5 leicht gegen die Peripherie vorgewölbt hat, indem je einem mittleren Stamen sich links und rechts je eines anreiht, wozu schließlich nach außen zu vor Sepalum 4 und 5 je ein viertes entsteht. Gleichzeitig mit den letztgenannten Staminalanlagen tritt dann noch vor der dem Kelchblatt 4 benachbarten Hälfte von Sepalum 2 ein weiteres Staubblatt auf. Ob es als Rest eines epikarpiden Teiles des Androeceums, für dessen ursprüngliche Existenz ja auch die Nektarien sprechen, aufzufassen ist, oder ob dieses Stamen nur als Hinweis der ursprünglich kräftigeren Entwicklung der Staminalgruppe, wie sie ja bei so vielen Hypericum-Arten jetzt noch erhalten ist, angesehen werden muß, vermag ich nicht zu entscheiden.

Im Verlaufe der hier gegebenen entwicklungsgeschichtlichen Schilderung wurde die Auffassung, deren Urheber Goebel ist, vertreten, daß die Primordien die uns hier zum ersten Male begegneten, um in vielen noch zu betrachtenden Familien sich wieder einzufinden, einem Reduktionsvorgang innerhalb der Blüte entsprechen. Die Fertilität, die noch bei Brathys den ganzen Blütenboden umspannte, hat sich hier auf einzelne Sektoren beschränkt, die gegenüber den sterilen Partien im Wachstume gefördert sind.

Payer, Eichler, Baillon und viele andere sehen indes in den Primordien die Primitivanlagen eines einzigen, sich mannigfach verzweigenden Staubblattes, wobei sie sich nicht darum kümmern, wie die Art der Verzweigung, die in den meisten Fällen nicht der von vegetativen Blättern entspricht, zu rechtfertigen und zu erklären wäre. Dieser Frage trat dann Hofmeister näher; auch er faßt derartig entstehende Staminalanlagen auf als zurückführbar auf zusammengesetzte Staubblätter. Der Umstand, daß dann aber die Teilblättchen, hier also die einzelnen Stamina, nicht nur wie sonst bei den Blättern an deren Rande entstehen, sondern auch über die ganze Bauchfläche sich

hinziehen, ist Hofmeister am Festhalten seiner Ansicht nicht hinderlich; vielmehr erklärt er unter Hinweis auf die Teilblättchen der Stamina composita von Hypericum und anderen, „es beschränke sich die Einschaltung neuer Sprossungen in (über oder unter) die Lücken gleichartiger zuvor gebildeter Sprossungen eben nicht allein auf Seitenachsen und Blätter“. Es fragt sich jedoch, ob wir eine derartige Bildung, wie sie die Primordien darstellen, denn wirklich als homolog mit der Primitivanlage eines Stamens bezeichnen dürfen. Wenn in der ganzen Entwicklungsgeschichte der vegetativen Blätter schon kein Beispiel existiert, daß die Blattabschnitte auf der gesamten Bauchseite entstehen, wohl aber diese Verzweigungsart für als an Achsen stattfindend, charakteristisch ist, worauf schon Goebel hinwies, so ist dies ja durch Hofmeister, indem er den Fall eben als Beispiel für einen derartigen Verzweigungsmodus fixiert, scheinbar wiederlegt; daß er aber eben doch nur bei dieser Sorte idealistischer Staubblätter vorkommt, diese Tatsache läßt sich auch mit der scheinbaren Erklärung Hofmeister's nicht aus der Welt schaffen. Daneben fällt dann die Größe der Primordien gegen die Zurückführung auf eine einzige Organanlage sehr ins Gewicht. Wir werden später bei den Malvaceen sehen, daß die Primitivanlagen der einzelnen Staubblätter, die sich dann ja wirklich noch in je zwei monothezische Hälften teilen, genau an Größe der einer normalen Staminalanlage entsprechen. Das ist aber nicht bei den Primordien von Hypericum und den übrigen der Fall. Vielmehr ist hier der Raum, den das Primordium unmittelbar vor Anlage der ersten Stamina einnimmt, genau ebenso groß, als der Raum, den die Stamina beanspruchen würden, wenn sie nicht auf Primordien ihre Anlage fänden. Schließlich ist noch zu erwägen, daß die Art der Entstehung genau die gleiche ist, wie bei Brathys oder den Cistineen, nur mit dem Unterschied, daß sie statt dort ringsum gleichmäßig zu erfolgen, hier von fünf bzw. drei Mittelpunkten ausgeht.

Was zuletzt die Auffassung Čelakovsky's betrifft, so ist sie wieder wie bei den Cistineen rein phylogenetischer Natur. Die Primordien sind nach ihm ein Zeichen einer gegenüber Cistus noch mehr fortgeschrittenen Reduktionstendenz; diese setzt wieder statt der vielen Kreise nur deren einen, während die ursprünglichere Tendenz nachträglich auf eine Vielzahl der Glieder hinarbeitet; diese aber sind im Gegensatz zu Cistus, wo sie noch gleichmäßig verteilt waren, hier bei Hypericum eben infolge der größeren Wirkungskraft der jungen Tendenz bereits um die — natürlich nur gedachten — fünf Glieder des einen übrigbleibenden Kreises geschart. Wenn das Androeceum hier epi-

petal steht, während es doch mit den Petalen alternieren sollte, da es ja nur auf einen Kreis zurückzuführen ist, so wäre dieser Umstand durch einen episepalen Schwindekreis zu erklären, wie er sich ja bei Vismia und anderen jetzt noch findet. Mit ihm, als der Idee nach, auch bei Hypericum noch vorhanden, sollten dann auch die epipetalen Staminalgruppen alternieren.

Daß derartige Spekulationen vom phylogenetischen Standpunkte aus berechtigt sind, mag zugegeben werden; unsere tatsächliche Einsicht in die Gestaltungsvorgänge, die sich innerhalb des Vegetationspunktes abspielen, und die schließlich den uns jetzt zugänglichen Blütentyp liefern, fördern sie um keinen Schritt. Wenn man nachweist, daß, während jetzt nur noch ein epipetaler Staminalkreis vorhanden ist, früher auch ein episepaler vorhanden war und jetzt sich noch bei verwandten Arten angedeutet findet, so ist damit noch nicht erklärt, warum sich gerade der epipetale erhalten hat, unseren landläufigen Alternanzbegriffen entgegen; vielmehr fragt es sich, wie die Verhältnisse am Vegetationspunkt gestaltet sind, und ob etwa von hier aus auf den Grund der Erhaltung gerade z. B. eines epipetalen Staminalkreises geschlossen werden kann.

Derartige Zusammenhänge zwischen Vegetationspunkt und Organgruppierung sind nun, gerade was unseren Fall betrifft, tatsächlich einzusehen: Entweder stehen nämlich die epipetalen Staminalanlagen so hoch über den Petalen, daß eine Beeinflussung von seiten der letzteren nicht zu erwarten ist; das ist z. B. bei Brathys Drummondii der Fall, wo ja dann in absteigender Reihe noch die Glieder des zweiten Kreises eingeschaltet werden. Oder aber, wir können das, was wir als sektoriale Aufteilung des Blütenbodens innerhalb der vom Androecum beanspruchten Blütenregion kennen lernten, sich auch noch auf die Petalregion erstrecken sehen. Wenn nun tatsächlich, wie bei Hypericum die Primordien zeitlich vor den Petalen sichtbar werden, entgegen der Angabe Payer's der die allerersten Stadien wohl übersehen hat, so ist wohl schon dadurch der Gedanke nahegelegt, daß, da die Primordien nun doch als Partien des Blütenbodens, auf denen das Wachstum vorzugsweise stattfindet, anzusehen sind, sie auch noch die Petalen in sich einschließen. Dies wird durch die Gestalt des Vegetationspunktes noch wahrscheinlicher gemacht. Er ist bei den pentagynen Hypericaceen nach Anlage des Kelches eine fünfseitige oben abgestumpfte Pyramide mit sphärischen Flächen, bei den trigynen eine dreiseitige mit analoger Ausbildung. Die Flächen enthalten die Primordien und mit ihnen die Anlagen für Petalen und Staubblätter. Diese Ansicht findet dann noch eine Be-

stätigung in den Angaben Pfeffer's, der die Petalen als dorsale Abschnitte der supraponierten Staminalbündel betrachtet. Wenn Eichler dies mit Hinweis auf die trigynen Hypericum-Arten unwahrscheinlich findet, so ist demgegenüber festzuhalten, daß hier ja je ein großes Primordium je zweien der pentagynen Arten entspricht, und daß der Annahme durchaus nichts im Wege steht, daß sie ihrer Doppelnatur gemäß basalwärts je zwei Petalen abgliedern, während sie im Staminalteil unter dem Einfluß der drei Karpiden gleichfalls an der Dreizahl festhalten.

Schließlich sei noch auf die anatomischen Verhältnisse bei Hypericum eingegangen. Dabei ist derjenigen Staminalgruppen Erwähnung zu tun, die, wie z. B. bei Hypericum aegyptiacum bis hoch hinauf verwachsen sind; daß der hier sehr langgestreckte Phalangenträger auf Streckung der Staminalinsertionszone zurückzuführen ist, wurde schon hervorgehoben; dabei hat innerhalb des Trägers jedes Stamen sein eigenes Leitbündel, deren Gesamtheit sich erst unter dem Blütenboden in der noch zu schildernden Weise vereinigt. Aus der Selbständigkeit der einzelnen Leitbündel jedes Stamens innerhalb des Trägers ist deutlich zu ersehen, daß nach Anlage der einzelnen Stamina keines eine weitere Spaltung erfahren hat, wie das bei den einzelnen Malvaceen-Staubblättern der Fall ist, wo auch ihrer Entstehung gemäß von je zwei monothezischen Staubblättern noch vor Eingang in den Staminaltubus die Bündel in eins zusammengehen.

Indes sei ausdrücklich betont, daß zur Beurteilung blütenmorphologischer Fragen nur dann anatomische Verhältnisse in Betracht gezogen werden dürfen, wenn sie sich auf Teile, die über dem Blütenboden sind, beziehen. Fusionen, die sich unterhalb desselben vollziehen, kommen für morphologische Deutungen nicht in Betracht.

Das spricht sich deutlich im Strangverlauf der Hypericum-Arten aus, der nach van Tieghem bei Hypericum calycinum folgendermaßen gestaltet ist: fünf episepale Bündel, die nur den Kelch versorgen, zwischen ihnen fünf alternisepale; diese teilen sich in drei Stränge. deren mittlerer die Petalen innerviert, während die zwei seitlichen in die Staminalprimordien eingehen; hier geben sie einen weiteren Ast ab, der sich mit dem entsprechenden des nächsten Bündels vereint, um die Karpiden zu versorgen. Wer hier die Konsequenzen aus der anatomischen Methode zieht, muß den Kelch als homolog mit der Summe der drei übrigen Blütenelemente ansehen, wobei also je ein Petalum, eine Staminalgruppe und zwei Hälften zweier benachbarter Karpiden je ein Glied des zweiten Blütenkreises repräsentieren. Daß vor solchen Annahmen auch die hitzigsten Anhänger der anatomischen Methode zurückschrecken werden, ist wohl aber doch kaum zu bezweifeln.

Tiliaceen. (Taf. III.)

Indem wir mit

Corchorus

beginnen, stellen wir in entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht die Verbindung her mit den beiden bisher betrachteten Familien, indem deren Anfangsglieder, Cistus und die polyandrischen Helianthemumarten einerseits und andererseits die polyandrischen Brathys-Arten hinsichtlich des Androeceums sich im wesentlichen wie Corchorus verhalten.

Nach Anlage von Kelch und Krone ist der Blütenboden von Corchorus torquipes (Fig. 1 und 2) flach aufgewölbt; nahe seinem Rande erscheinen erst fünf episepale, dann fünf epipetale Stamina. Wo dann zwischen diesen zuerst wieder das tangentiale Wachstum des Blütenbodens einsetzt, da treten auch die ersten weiteren Stamina auf, schließlich weitere zehnzälige Quirle bildend, bis nach Anlage von ungefähr 50 Staubblättern die Entwicklung abgeschlossen ist, nachdem schon vor Auftreten der letzten Stamina die zwei Karpiden angelegt waren.

Ähnlich verhält sich Corchorus capsularis (Fig. 3). Nur kommt es hier nach Bildung der ersten fünf episepalen und fünf epipetalen Stamina höchstens noch zur Anlage eines, meist jedoch nicht mehr vollzähligen zehngliedrigen Quirls. Die Karpiden werden zu zweimal fünfen angelegt, erst mit den fünf ersten Staubblättern alternierend, also epipetal, dann noch fünf weitere alternipetal.

Bei der Betrachtung der Cistaceen und Hypericaceen ist zwischen der Zahl der Karpiden und der Anordnung der Stamina meist eine mehr oder minder enge Beziehung festgestellt worden; eine sehr enge bei den Angehörigen der trigynen Hypericum-Gruppen, indem sofort mit einem Zahlenwechsel im Gynoeceum auch ein solcher innerhalb des Androeceums auftrat, eine weniger ausgeprägte Beziehung bei den Cistaceen, wo die polyandrischen Helianthemum-Arten trotz der Dreizahl des Gynoeceums doch im wesentlichen gleiche Staminalanordnung innehielten wie die pentagynen Blüten von Cistus und wo sich von Cistus gelegentlich Blüten mit sechs Karpiden fanden, ohne daß im Androeceum sich eine entsprechende Änderung vollzogen hätte. Immerhin war auch hier gegen Ende der Reihe bei Helianthemum salicifolium und den Lechea-Arten dennoch die Beziehung wieder eine deutliche, wie auch innerhalb der ganzen Reihe die Reduktion der Karpidenzahl Hand in Hand ging mit der Verringerung der Staminalzahl. Dies scheint nun bei Corchorus gerade in das Gegenteil umgeschlagen zu sein, der geringen Karpidenzahl entspricht

eine hohe Staminalzahl und umgekehrt. Vielleicht liegt Korrelation zwischen Gynoeceum und Androeceum hier insoferne vor, als für beide eine bestimmte Baustoffmenge zur Verfügung steht, die im einen oder anderen Fall bald dem männlichen, bald dem weiblichen Teil der Blüte zur Verfügung steht, immer also zu einer entsprechenden Schwächung der einen der beiden Sporophyllkategorien führen muß. Dies scheint um so naheliegender, wenn wir die Größe der ausgewachsenen Blüten vergleichen. Diese ist bei beiden untersuchten Corchorus-Arten nicht sehr verschieden, wenn schon die Blüten von Corchorus capsularis die kleineren sind; daß aber eine ansehnliche Verringerung der Blütengröße innerhalb der Cistaceenreihe ausgehend von den großen Blüten von Cistus bis zu den kleinblütigen der oligandrischen Helianthemum- und Lechea-Arten vorliegt, steht sicher außer Frage. So hätten wir also in einem Fall eine innerhalb einer ganzen Familie sich ständig steigernde Reduktion des gesamten, einer Blüte zur Verfügung stehenden Baumaterials, im anderen eine nur wechselnde Verteilung einer im wesentlichen gleich großen Baustoffmenge.

Es ist noch einmal auf die Entwicklungsgeschichte kurz einzugehen, da in betreff derselben von Payer falsche Angaben vorliegen, denen er übrigens keine Figuren als Beweis beifügt! Nach ihm würde sich der Blütenboden in fünf episepale Primordien aufteilen, auf welchen dann das Dédoublement ohne besondere Regelmäßigkeit stattfinden soll. Abgesehen davon, daß die Primordienbildung nach den oben geschilderten Untersuchungen überhaupt nicht stattfindet, ist es auch schon von vornherein unwahrscheinlich, daß die Anlage der einzelnen Stamina ohne Regelmäßigkeit erfolgt, so daß die ganzen Angaben über Corchorus auf Unrichtigkeiten zu beruhen scheinen.

Wie sich die polyandrischen Brathys-Arten zu Hypericum verhalten, so Corchorus zu:

Sparmannia.

Sparmannia africana (Fig. 4 und 5). Nach Anlage des Kelches und der Krone treten auf dem Blütenboden vier episepale Höcker auf, die durch vier epipetale Furchen voneinander getrennt sind um bald darauf selbst wieder durch vier weitere, weniger tiefe episepale Furchen in zwei Hälften geteilt zu werden, so daß vor Anlage der Staubblätter der Vegetationspunkt in acht gleich große, leicht aufgewölbte Felder aufgeteilt ist. Auf ihnen entstehen dann in zentrifugaler Reihenfolge die einzelnen Stamina, erst je eines auf jedem Feld, dann links und rechts je ein zweites und drittes und damit alternierend drei weitere und so fort,

wobei die letzten Anlagen ganz allmählich von Staubblättern zu Staminodien übergehen. Die vier Fruchtblätter kommen über die vier episepalen Furchen zu liegen, während über den ersten epipetalen Furchen keine Organanlage erfolgt.

Daneben wurden mehrfach Fälle beobachtet, wo an Stelle eines episepalen Fruchtblattes deren zwei auftraten, die dann über die Interstitien der Kelch- und Kronblätter zu liegen kamen, wobei dann auch jedesmal die Halbierung der davorstehenden Primordien unterblieb. Wenn im geschilderten Falle wieder ein ganzes Viertel des Blütenbodens fertil wird, so mag dies wohl als Beweis angesehen werden, daß der Blütenboden zwar im allgemeinen und unter den gewöhnlichen Bedingungen an bestimmten Stellen steril bleibt. Ändern sich diese Verhältnisse, so kann auch die Sterilität aufgehoben oder beschränkt werden. Nehmen wir im Normalfall, also bei vier Karpiden und acht sterilen Staminaltälern, an, daß eine bestimmte Menge von Baustoffen zur Verfügung steht, so wird im Spezialfall, sobald ein Plus von Baumaterial gegeben ist, was sich ja in unserem Fall in der gesteigerten Zahl der Karpiden ausdrückt, auch die Sterilität des Blütenbodens wieder aufgehoben werden können, was hier innerhalb eines Blütenviertels auch tatsächlich stattfindet. Die Anlage der einzelnen Stamina erfolgt dann in entsprechender Weise von einem Mittelpunkt aus. Erst ein Stamen episepal, je eines links und rechts anschließend und damit alternierend und supraponiert weitere Teilkreise über die ganze Bauchfläche des Primordiums hinweg.

Im Zusammenhang mit diesem Fall, der deutlich zeigt, wie gewöhnlich sterile Partien des Blütenbodens unter geeigneten Bedingungen wieder in fertile übergeführt werden können, mag erwähnt sein, daß Verfasser mehrfach umgekehrt versucht hat, im allgemeinen ringsum fertile Blütenböden teilweise in sterile überzuführen, so bei Corchorus, Cistus und anderen. Jedoch ist bei der außerordentlichen Kleinheit der Vegetationspunkte jeder Versuch mißlungen. Doch mag der Fall von Sparmannia, indem er ein Experiment der Natur selbst darstellt, genug beweisen, daß ein prinzipieller Unterschied zwischen fertilen und sterilen Abschnitten des Blütenbodens nicht besteht; ein solcher aber müßte bestehen, wenn die Primordien nicht fertile Sektoren des Blütenbodens, sondern, was die Anhänger der Dédoublementstheorie behaupten, bereits Organanlagen darstellten.

Übrigens mag der letzhin erwähnte Fall, in welchem die Karpidenzahl mehr als vier beträgt, die Verschiedenheit der oben gegebenen Schilderung und der Ergebnisse der Payer'schen Unter-

suchung erklären. Auch er findet zwar ursprünglich vier episepale Primordien, ohne dann aber von deren weiterer Teilung noch etwas zu erwähnen, noch ist auch aus den beigefügten Abbildungen etwas zu entnehmen. Dagegen ist bei ihm das Gynoeceum sechszählig, zwei mediane und vier diagonale Karpiden, wobei die letzteren dem oben erwähnten Ausnahmefall entsprechen würden. Daß aber die Staminalfeder, die nach Payer nur vier sind, sich ganz gleichmäßig verhalten sollten, gleichgültig, ob ein Fruchtblatt über ihrer Mitte oder zwei links und rechts davon stünden, ist schon von vornherein unwahrscheinlich.

Tilia.

Die Zahl der Glieder im Androeceum dieser Gattung ist ziemlichen Schwankungen unterworfen, die durch Versuche im Sommer 1916 noch gesteigert wurden.

Von den untersuchten Arten sind die dekapetalen mit ungefähr 45 Staubblättern die reichstentwickelten, wobei allerdings, wie schon der Name andeutet, die fünf erstangelegten Stamina petaloide Umbildung erfahren haben.

Tilia spectabilis (Fig. 6). Nach Anlage der alternisepalen Kronblätter treten auf dem in der Mitte leicht eingesenkten Blütenboden fünf epipetale Höcker auf, die in ihrem basalen Teil allmählich ineinander übergehen, nicht aber ringsum scharf abgesetzt sind, wie das Payer angibt. Noch vor Anlage des ersten Stamens sinken die Höcker mitten stark ein, so daß jetzt nur noch eine fünfmal nach innen und ebenso oft nach außen geschwungene Schlangenlinie sich über dem halbkugelig gewölbten Blütenboden hinzieht, die vor den Sepalen mit dessen Rand zusammenfällt, während sie vor den Blumenblättern am meisten der Blütenmitte nahekommt. Von hier aus beginnt dann jeweils die Anlage der Stamina. Erst je eines genau epipetal, dann links und rechts je ein weiteres usf. und absteigend, bis vor den Sepalen die von links und rechts oben herkommenden Stamina allmählich den letzten Platz auf dem fertilen Bande ausfüllen. Payer's Fig. 16 bis 19 der Taf. IV entsprechen vollkommen der Wirklichkeit; wie er aber mit den scharfbegrenzten Primordien seiner Fig. 15 plötzlich die Verhältnisse der folgenden Figuren erreichen will, ist nicht abzusehen.

Bei Tilia ulmifolia besteht das Androeceum gewöhnlich aus 30 Gliedern; davon befinden sich 5×5 auf dem mittwärts gerichteten Bandteil, je eines genau vor den Sepalen. Diese letzteren sehr oft, und vereinzelt auch je eines von den untersten der je fünf anderen

Stamina völlig zu unterdrücken, oder auf staminodiale Stummel zu reduzieren ist durch Entblättern von Zweigen gelungen (Fig. 7 rechts vor Pet. *d*).

Die experimentellen und entwicklungsgeschichtlichen Ergebnisse, kurz zusammengefaßt, zeigen uns: Es sind keine scharf begrenzten Primordien vorhanden, vielmehr ist der fertile Teil des Blütenbodens ein ununterbrochenes, auf- und absteigendes Band. Rückbildung tritt am ehesten genau über den Kelch- und Blumenblättern auf: Dort durch völligen Abort, hier durch petaloide Umbildung. Die auf alle Fälle fertilen Stellen fallen über die Interstitien zwischen Kelch- und Blumenblätter.

Es erübrigt die Frage, wie und ob das für Tilia geschilderte Androeceum von dem für Corchorus geschilderten Verhältnissen abzuleiten und wie es überhaupt aufzufassen ist. Payer, Hofmeister, Eichler und andere sehen in den epipetalen Gruppen fiederförmig sich verzweigende Staubblätter und in den genau episepalen Staubblättern die Vertreter des episepalen Staminalkreises, die, wo sie in Mehrzahl vorhanden sind, gleichfalls auf Dédoublement zurückzuführen seien. Auch Goebel ist in seiner vergleichenden Entwicklungsgeschichte 1883 noch in betreff der epipetalen Gruppen der gleichen Ansicht wie die obengenannten Autoren. Čelakovsky leitet die Verhältnisse bei Tilia von denen bei Sparmannia ab, was für ihn möglich ist, indem er sich nur auf die Untersuchungen Payers stützt und nur episepale Staminalgruppen annimmt; indem deren Glieder jeweils nach links und rechts auf den Rand rücken, entstehen so bald innen bald außen die bei Tilia bekannten sterilen Täler. Die Ableitung ist indes nicht annehmbar, da sie sich ja auf falsche Angaben stützt, ganz abgesehen davon, daß sie auch sonst schwer verständlich wäre; denn wo die bei Sparmannia fehlenden intraprimordialen Stamina, die besonders bei den dekapetalen Linden reichlich vertreten sind, herkommen sollten, ist gar nicht abzusehen.

Doch fragt es sich, ob nicht die Verhältnisse bei Tilia genau so wie die von Sparmannia vom Typ, wie ihn die polyandrischen Corchorus-Arten darstellen, sich ableiten lassen (Fig. 8). Stellen wir uns vor, daß der erste Reduktionsschritt in nächster Umgebung der Karpide erfolgt, so ist dies leicht zu verstehen, da die letzteren ja an und für sich Zentren der Baustoffansammlung darstellen und so leicht den Blütenbodenpartien unmittelbar vor sich Baustoffe entziehen können. Es bleiben dann fünf alternikarpide Staminalfelder mit zentrifugaler Staminalentwicklung, die unter sich noch dadurch, daß die epikarpiden Radien basalwärts noch fertil sind, durch einige Glieder verbunden sind.

Indem von dem bisher intakt gebliebenen alternikarpiden Staminalgruppen die zuletzt angelegten Glieder abortieren, käme schließlich die für Tilia charakteristische Staminalordnung zustande. Diese Ableitung hat insoferne viele Wahrscheinlichkeit für sich, als sie mit der ersten Entwicklungsgeschichte übereinstimmt. Wir sehen dort, wie zuerst diejenigen Partien des Blütenbodens im Wachstume hinter den übrigen zurückbleiben, die unmittelbar vor den später durch die Karpiden zu besetzenden Stellen liegen. Dieser Zeitpunkt entspricht unserem konstruierten Zwischenglied; hier wie dort sind die übrigen Teile des Blütenbodens noch fakultativ fertil. Im weiteren Verlauf der Entwicklung wird dann auch der basale Teil der bisher noch im Wachstum geförderten Sektoren gehemmt. Die Organanlage bleibt auf das Schlangenband beschränkt, jetziger Tiliatyp.

Kehren wir nach diesen phylogenetischen Spekulationen wieder zu den reellen Tatsachen zurück, so ist schließlich noch der Leitbündelverlauf bei Tilia zu erwähnen.

Tilia spectabilis und ulmifolia. Von den Plazenten und den Karpiden gehen 10 Bündel abwärts, um sich bald zu einem geschlossenen Ring zu vereinigen; an ihn schließen sich zunächst die Bündel der fünf obersten Staminalglieder an, während die der übrigen Stamina sich zu einem episepalen Bündel vereinigen, das jeweils von der einen Seite den Petalenstrang aufnimmt, um später auch noch mit dem Sepalenbündel zu verschmelzen. Während die Petalleitbündel dabei gewöhnlich die gleiche Richtung innerhalb einer Blüte einhalten, fanden sich Exemplare, bei welchen ein Staminalbündel von links und rechts ein Petalbündel aufnahm, während das nächste dafür gar keines enthielt; gewiß ein deutlicher Beweis, wie nichtssagend die anatomischen Verhältnisse in morphologischer Hinsicht sind.

Anders als der für Tilia spectabilis und ulmifolia eben mitgeteilte Leitbündelverlauf scheint nach den Angaben van Tieghems der von Tilia microphylla sich zu verhalten: fünf alternisepale innere Bündel für die Staubblätter und fünf äußere episepale für das Perianth, die sich dreiteilend die Kelchblätter und die einander zugekehrten Hälften von je zwei Blumenblättern versorgen. Inwieweit die Angaben, die mit meinen Untersuchungsergebnissen an den obengenannten Tilia-Arten nicht übereinstimmen, der Wirklichkeit entsprechen, konnte nicht nachgeprüft werden, da von Tilia microphylla kein Material zur Verfügung stand. Merkwürdig aber auf alle Fälle ist, wie van Tieghem seinen Befund zur Stütze seiner „anatomischen Methode“ benützen will. Es müßten ja hier ein Kelchblatt und die jeweils entsprechenden Hälften

zweier an das Kelchblatt anschließenden Blumenblätter je ein Glied eines Kelchkronblattquirls bilden!

Bombaceae. (Taf. V, Fig. 5.)

Bombax.

Dem Tiliatyp entspricht im wesentlichen Bombax malabarica (Fig. 5). Auch hier zieht ein schlangenförmiges, bald ein- bald auswärts gewundenes Band über den Blütenboden, nur mit dem Unterschied, daß die inneren Kurven über den Sepalen zu liegen kommen und die Karpiden dementsprechend epipetal stehen. Die Stamina sind fast bis zur Insertionsstelle zweigeteilt, wobei die Teilhälften monothezische, jedoch sehr große hufeisenförmige Antheren tragen. Von den Staminalleitbündeln geht jeweils das allerinnerste in den Kreis der von den Karpiden- und Plazentensträngen gebildet wird, während die übrigen zu 10 in den Interstitien zwischen Kelch- und Blumenblättern verlaufenden Bündeln sich vereinigen. Die in den ausgewachsenen Blüten vorhandene hohe Staminalröhre, dürfte wohl ähnlich, wie bei den unten zu besprechenden Malvaceen durch nach Anlage der Stamina erfolgendes Wachstum des Staminalringes zu erklären sein. Die Entwicklungsgeschichte von Anfang an zu verfolgen, war wegen Mangels an Material nicht möglich.

Malvaceae. (Taf. IV.)

Malva.

Malva silvestris (Fig. 4). Nach Anlage der Kelchblätter und vor Auftreten der Blumenblätter werden auf dem in seiner Mitte leicht eingesenkten Blütenboden über den Kelchblattinterstitien fünf leicht aufgewölbte Primordien sichtbar, die sehr bald darauf durch eine ungefähr alternisepale Furche in zwei Hälften geteilt werden. Damit ist der Blütenboden abgefeldert in 10 erhabene Partien, auf denen später die Staminalanlage erfolgt und in 10 tieferliegende schmälere Furchen. Dabei sind von den 10 fertilen Sektoren, die wir im folgenden, da sie über den Interstitien zwischen Kelch- und Blumenblättern liegen, als die interradialen bezeichnen wollen, im Gegensatze zu den 10 genau über Kelch- und Kronblattmediane fallenden epiradialen, fünf im Wachstum gefördert. Auf ihnen erfolgt die Anlage der fünf ersten Stamina, während fünf weitere auf den fertilen Nachbarsektoren zustehen kommen. Die übrigen noch folgenden Stamina entstehen dann in basipetaler Anlegungsfolge, oft um eines mehr auf den oben als gefördert bezeichneten interradialen Sektoren, wobei nach

Bildung von 25 bis 30 Gliedern die Anlage des Androeceums vollendet ist.

Was die Entwicklungsgeschichte der pentandrischen Malva parviflora betrifft, so ist sie wie auch die von Malva silvestris und rotundifolia bereits durch die Untersuchungen Goebels bekannt. Doch soll sie, auf eigene Arbeiten gestützt, wegen der mit dieser Art vorgenommenen Experimente kurz wiederholt werden. Primordienbildung findet hier nicht statt, vielmehr wölbt sich der ganze Rand des Blütenbodens leicht auf, um dann an den Stellen, die bei Malva silvestris die geförderten Sektoren darstellen, fünf Stamina zu tragen; indem sie jedoch besonders gegen die episepalen Radien zu an Ausdehnung gewinnen, ist ihre Stellung schließlich eine annähernd episepale (Fig. 6). Neben diesen beiden extremen Vertretern der Gattung Malva sei schließlich noch Malva crispa als Zwischenglied erwähnt, bei welcher gewöhnlich auf allen 10 interradialen Sektoren je ein Stamen vorhanden ist.

Angesichts der hiermit aufgestellten Formenreihe fragt es sich, was als die ursprünglichere Ausbildung gelten soll. Dabei ist die Antwort, daß die polyandrischen Arten den Ausgangspunkt der Reihe darstellen, bereits von Goebel gegeben worden. Als Stütze dient, daß es einerseits bei Malva crispa ausnahmsweise Blüten gibt, welche weniger als 10 Staubblätter besitzen, wobei die verkümmerten Stamina den normalerweise später angelegten entsprechen, also den weniger bevorzugten der 10 interradialen Sektoren angehören, während bei Malva parviflora in manchen Fällen auch mehr als fünf Stamina gefunden wurden, indem auch die normal nicht reproduktiven interradialen Sektoren wieder zur Bildung von Organen schritten. Wenn schon durch die hiermit angeführten Mittelbildungen die Ableitung der Malva parviflora von polyandrischen Malven hinreichend gestützt ist, so kann sie durch folgende Beobachtungen und Experimente als bewiesen betrachtet werden:

1. Bei Malva parviflora fanden sich an den Stellen, die den bei den übrigen Arten schwächeren Interradien entsprechen, in vielen Fällen Leitbündelrudimente (Fig. 5).

2. Entblätterte und außerdem noch durch Insektenfraß geschädigte Pflanzen von Malva rotundifolia, die normal ungefähr ebensoviel Staubblätter als Malva silvestris besitzt, trugen Blüten, die neben Übergangsformen zum Teil bis auf fünf Staubblätter, also wie bei Malva parviflora reduziert waren.

3. Während unterernährte Pflanzen von Malva parviflora in den ersten Blüten einer Infloreszenz bisweilen auch noch mehr als fünf,

sogar bis 10 Staubblätter enthielten, um im allgemeinen jedoch die Fünfzahl aufzuweisen, ließen sich umgekehrt bei sehr kräftigen und guternährten Pflanzen fast durchwegs Blüten mit mehr als fünf, nicht selten sogar 10 Staubblättern finden.

Dabei ist, was die Ausbildung der einzelnen Stamina betrifft, eine ununterbrochene Reihe aufzustellen, angefangen von normal sich in zwei monothezische Hälften teilenden Staubblättern bis zu solchen, die mit nur einem kleinen, wenige Pollenkörner enthaltenden Pollensack ausgestattet waren. Eine sehr häufige Übergangsform, die sowohl oft bei den nur pentandrischen als auch sonst bei stark polyandrischen Formen, hier aber bei den zuletzt angelegten Staubblättern vorkommt, ist, daß diese Staubblätter sich nicht mehr in zwei monothezische Teilstücke (Fig. 8*a—c*) spalten. Dabei können die Antheren normaldithezisch oder nur monothezisch mit jedesmal doppelt so großen Pollensäcken sein, wobei auch hier wieder Zwischenformen bestehen, indem der eine Pollensack durch steriles Gewebe wieder in zwei Hälften getrennt wird, die dann an Größe dem eines normalen Pollensackes einer monothezischen Staubblatthälfte entsprechen.

Wenn die unter 1. bis 3. aufgeführten Tatsachen, die sich auf Untersuchungen an mehr als 200 Blüten stützen, somit auch experimentell die Ableitung der Malvaceenblüten von polyandrischen als begründet erweisen, so ist diese Ansicht, wie oben erwähnt, ja bereits von Goebel vertreten worden. Es erübrigt indes, nochmals zurückzukommen auf die in der erwähnten Abhandlung von 1886 wiedergegebene Interpretation der Staminalgruppen, da sie nach persönlichen mündlichen Mitteilungen jetzt vom Autor nicht mehr vertreten wird.

Goebel ging damals von den Verhältnissen bei Tilia aus. Die fünf Primordien entsprächen hier wie dort fünf Blattanlagen, die später auftretende epipetale Furche der Blattmediane. Wenn bei einzelnen Malvaceen die Furche die Primordien nicht in zwei gleiche Hälften teilt, so mochten assymmetrisch ausgebildete vegetative Blätter wie z. B. die der Ulme ein Analogon abgeben. Doch liegt im ganzen kein Grund vor, die Primordien als Primitivanlagen von Blättern im einen oder im anderen Falle anzusehen. Dies im einzelnen nochmal zu begründen, mag unter Hinweis auf das, was bei den vorher besprochenen Familien und besonders bei Tilia in bezug auf die Primordien ausgeführt wurde, unterbleiben. Hier sei nur noch darauf aufmerksam gemacht, daß sowohl im Falle von Tilia, als bei den Malvaceen ein Punkt wesentlich gegen die Annahme der verzweigten Staubblätter spricht: daß die Verzweigung schon auf dem Blütenboden selbst

erfolgen müßte, während sie in vegetativen Fällen doch erst vor sich geht, nachdem das sich verzweigende Blatt bereits mit seinen Rändern sich frei über seine Abstammungsachse erhoben hat.

Damit kehren wir zur Entwicklungsgeschichte der noch zu besprechenden Malvaceen zurück. Entspricht bei den bisher besprochenen Malva-Arten die das Androeceum liefernde Ringzone in ihrer ursprünglichen Breite nur der einer einzigen Staminalanlage (Fig. 4), so daß bei zentrifugal erfolgender Anlage der Staminalglieder fast gleichzeitig auch erst der Raum für sie geschaffen werden muß, so ist bei den folgenden Gattungen schon vor Anlage der Stamina der Platz für mehrere Anlagen hintereinander vorhanden.

Gossypium.

Gossypium herbaceum (Fig. 1). Vor Anlage der einzelnen Stamina teilen den breiten Staminalgürtel fünf episepale und fünf weitere epipetale Furchen in 10 flach aufgewölbte Felder; durch vor den Kelchblättern kräftig einsetzendes Tangentialwachstum rücken später die fertilen Partien jeweils über den Sepalen weiter auseinander als über den Kronblättern. Gleichzeitig werden in basipetaler Reihenfolge die einzelnen Stamina angelegt, je fünf bis sieben auf jedem der 10 Felder. Bei einer Blüte (Fig. 2) ist es gelungen, Staubblattbildung auch auf den in der Regel sterilen epiradialen Tälern zu finden; dabei stehen die Anlagen da, wo verhältnismäßig der meiste freie Raum zur Verfügung ist: basalwärts in den episepalen und breiteren Zwischenräumen.

Hibiscus.

Hibiscus trionum mit je zwei und drei Staubblattanlagen auf jedem Sektor steht in seiner Entwicklung wieder Formen, wie Malva silvestris, sehr nahe; was auch aus den Angaben Schroeter's für Hibiscus vesicarius der Fall zu sein scheint. Während nach Payer die mehr polyandrischen Hibiscus syriacus und illicifolius mit der fast horizontal erfolgenden Staubblattanlegung auf breitem Staminalgürtel den Verhältnissen bei Gossypium entsprechen.

Goethea.

Daß indes die von vornherein breitere Ausbildung des Staminalringes nicht in direkter Beziehung mit gesteigerter Polyandrie steht, zeigt, einesteils die von Goebel untersuchte Althaea rosea, wo trotz ursprünglich schmalen Staminalgürtels sehr viele Stamina gebildet werden, anderenteils die Urenee Goethea strictiflora (Fig. 3), wo bei einer

Staminalzahl von je zwei und drei Staubblättern über jeden Sektor doch von vornherein ein breiter Staminalwall vorhanden ist.

Diese Verhältnisse, wie sie Gossypium und Goethea bilden, sind besonders instruktiv zur Widerlegung der Ansichten derjenigen, die, wie z. B. Schroeter, das Malvaceen-Androeceum zurückführen auf kollaterales und seriales Dédoublement der epipetalen Anlagen. Es ist diese Annahme bereits von Goebel unter Hinweis auf die Verhältnisse bei Althaea rosea abgewiesen worden, indem an der Hand von Längsschnitten gezeigt wurde, daß die Anlage des obersten Stamens an Größe nur einen Bruchteil der übrigen Staubblätter ausmacht, während, wenn das Dédoublement serial verliefe, erst zwei annähernd gleich große Anlagen entstehen müßten, von denen sich dann die unteren durch horizontale Furchen weiterspalteten. Daß dem sicher nicht so ist, zeigen neben dem oben aufgeführten Fall ohne weiteres deutlich auch die Verhältnisse bei Gossypium und Goethea. Der breite Staminalwall bietet auf seinen 10 leicht aufgewölbten Feldern schon bei Anlage der ersten Stamina Raum für mehrere Glieder hintereinander.

Noch ist die Leitbündelanordnung zu erwähnen, weil auch sie wieder eine Stütze der Dédoublementstheorie sein sollte. Es sollen sich nämlich die epipetalen Anlagen derartig kollateral gespalten haben, daß sich die Bündelhälften noch jeweils vor einem Petalum ihre Holzteile zukehren, die eben nur durch die Spaltung auseinandergerückt seien. Das erste trifft nun tatsächlich zu, der gefolgerte Schluß jedoch beruht auf einer ungenauen Beobachtung. Wie der in Fig. 7 abgebildete schematische Querschnitt durch den Staminaltubus von Lavatera zeigt, stehen die Stamina eines Interradius, ihrer zentrifugalen Entstehung gemäß sämtlich hintereinander, doch so, daß die von ihnen gebildeten Reihen mit den Blütenradien ungefähr einen Winkel von 45° bilden. Das ist auf das vor den Sepalen kräftig einsetzende Wachstum zurückzuführen. Da die Holz- und Siebteilgrenze jedes Bündels senkrecht zu den Blütenradien steht, so muß bei tangentialer Verschiebung der einzelnen Stamina jeweils der Siebteil des oberen jedesmal seitlich vom Holzteil des nächst unteren Bündels zu stehen kommen, so daß tatsächlich von zwei Reihen jedesmal Holz- und Siebteil einander zugekehrt, bzw. abgewandt erscheinen.

Wenn somit für die Annahme weder kollateralen und serialen Dédoublements nach den Ansichten Eichler's und Schroeter's noch für Zurückführung auf zusammengesetzte Staubblätter im Sinne Hofmeister's irgendwelche positiven Beleggründe vorhanden sind, sondern aus den Untersuchungen hervorgeht, daß die Anlage jedes einzelnen

Stamens auch bei den Malvaceen vom Blütenboden selbst aus selbständig erfolgt, so fragt es sich bei den vielen gemeinschaftlichen Merkmalen, die die Columniferengruppe so eng verbinden, ob nicht auch für das Malvaceen-Androeceum irgendwelche nahe Beziehungen zu den Androeceen sonstiger Columniferen zu finden sind.

Dabei kann von den Verhältnissen bei Tilia ausgegangen werden. Es ist bei Besprechung dieser Gattung bereits erwähnt worden, daß vom Androeceum diejenigen Glieder am leichtesten zu Abort neigen, die genau in den epipetalen und episepalen Radien stehen. Für die ersteren wurde die Behauptung mit Hinweis auf die petaloiden Staminodien der dekapetalen Linden zu begründen versucht, für die letzteren experimentell an Tilia ulmifolia erwiesen. Was im Androeceum von Tilia sich bis zuletzt fertil erhält, sind die 10 interradialen Sektoren, die wir auch bei den Malvaceen als die normal einzig fertilen Sektoren wieder finden. Wenn gelegentlich dazwischenliegende Partien fertil werden, wie bei Gossypium, ist nur neuerdings bewiesen, daß, was wir als Primordien ansprechen, nur im allgemeinen geförderte Partien des Blütenbodens darstellen, daß aber Furchen und Primordien homologe Dinge sind: Sektoren des Blütenbodens.

Dabei kommen auch unter den Sektoren, die wir als in der Regel fertil bezeichnen, bereits Verschiedenheiten in der Förderung des Wachstums vor. Das beweisen bei den Malvaceen diejenigen Fälle, in welchen durch Vergrößerung von fünf Sektoren auf Kosten von fünf anderen, die Staminalreihen von ihrer ursprünglich interradialen Stellung weg-verschoben sind, wobei die größeren Felder das erste und meist auch um ein Stamen mehr produzieren, während umgekehrt das bei einigen Arten nur beschränkt wachsende Feld bei anderen (vgl. Malva parviflora und experimentell reduzierte Malva rotundifolia) bis zur vollkommenen Sterilität herabgedrückt werden kann.

Sterculiaceae. (Taf. V, Fig. 1—4.)

In Hinsicht auf die Ausbildung des Androeceums ist die größte Reichhaltigkeit innerhalb der Gruppen der Buettnerieen und Dombeyeen vorhanden. Wir beginnen mit der Betrachtung der ersteren, weil sich von hier aus die diagrammatischen Verhältnisse fast aller übrigen Unterfamilien und deren Gattungen ableiten lassen.

Buettnerieae.

Theobroma Cacao (Fig. 2). Nach Anlage der Kelch- und Blumenblätter werden auf dem flachhalbkugelig gewölbten Vegetationspunkt

fünf epipetale Primordien sichtbar, während auf dem zwischen ihnen tieferliegenden übrigen Teil des Blütenbodens episepal die Anlage eines später zum Staminodium auswachsenden Organes auftritt. Dabei sind die Primordien, die im weiteren Verlaufe der Entwicklung je zwei Stamina tragen, von Anfang an doppelt so groß als die Staminodienanlage. Man hat die Primordien, der Ansicht Baillon's folgend, der Theobroma als erster untersucht hat, wieder als später dédoublierende Organanlage aufgefaßt, ohne dabei im mindesten zu berücksichtigen, daß genau wie in allen übrigen Fällen, das Primordium von Anfang an mit einem Umfange in die Erscheinung tritt, der gleich ist der Summe der später zu liefernden einzelnen Staminalanlagen. Es hätte gerade hier dieses Moment um so mehr in die Augen springen müssen, als innerhalb der Blüte von Theobroma das Staminodium, eben weil es nur ein Phyllom von Anfang an darstellt, auch nur halbe Größe des zwei Phyllome produzierenden Primordiums besitzt, und weil innerhalb derselben Unterfamilie bei Rulingia und Buettneria, das „nicht dédoublierende" epipetale Stamen bei seiner ersten Anlage gleichfalls nur die halbe Größe des Theobroma-Primordiums besitzt, während bei der Dombeyee Astrapaea Wallichii (Fig. 4), wo das Primordium fünf Stamina produziert, es auch gleich bei der ersten Anlage fünfmal so groß ist, als die Höcker, die im Zwischenraum zwischen den Primordien zum Staminodium sich ausbilden.

Was die übrigen Buettnerieen betrifft, so beginnt die Reihe hier wohl mit Androeceen, die, wie das von Glossostemon, Gruppen von je fünf bis sechs Staubblättern besitzen. Auch bei Theobroma sollen nach Baillon statt nur zweizählige bisweilen drei- bis vierzählige Staminalgruppen vorkommen; während umgekehrt bei Rulingia und Buettneria (Fig. 1) die Gruppen auf ein Glied reduziert sind; dabei stehen überall die fünf Karpiden alternierend mit den später angelegten fünf Staminodien.

Hermannieae und Helictereae.

Ähnlich wie die letzteren Gattungen verhalten sich die Hermannieen, nur daß bei Hermannia auch noch die Staminodienbildung unterbleibt, während bei den Helictereen die Reihe mit dreigliedrigen Staminalgruppen — Pterospermum — beginnt, um bei Helicteres wieder eingliedrig zu sein.

In entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht bieten die genannten Gruppen wenig Bemerkenswertes. Was die Supraposition von Petal- und Staminalgruppen betrifft, so sei auf die mannigfachen Erklärungen der

einzelnen Autoren hier nicht eingegangen, zumal sie, wie z. B. die von Čelakovsky auf ungenügende Kenntnis der Entwicklungsgeschichte aufgebaut sind. Vielleicht aber liegen hier ähnliche Verhältnisse vor, wie sie Goebel in seiner Abhandlung über gepaarte Blattanlagen innerhalb verschiedener Verwandtschaftskreise nachwies. Andererseits wurde ja auch bei Hypericum darauf hingewiesen, daß Petal- und Staminalanlagen aus einer gemeinsamen Partie des Vegetationspunktes hervorgehen. Zurückzuführen dürften beide Verhältnisse sein auf eine gemeinsame Baustoffansammlung unterhalb der die Petalen und Stamina liefernden Sektoren des Blütenbodens. Denn daß innerhalb der Blüten schon vor Auftreten der einzelnen Organanlagen die Baumaterialien, aus denen sie hervorgehen, wenigstens schon zum Teil vorhanden sind, hat der genannte Autor ja an Blütenständen von Filago nachgewiesen. Was unseren Fall betrifft, so wäre zwischen Hypericum und den einschlägigen Sterculiaceen der Unterschied nur der, daß die Baustoffansammlung, die unter dem Blütenboden sich vollzieht und Petal- und Staminalgruppen liefert, bei den Hypericaceen schon in der Anlage der für Blumenblätter und Staminalgruppen gemeinsamen Primordien sich ausdrückt, während sie bei den Sterculiaceen erst nach Anlage der einzelnen Organe nur in deren Supraposition sich zeigt.

Dombeyeae.

Daß innerhalb der Sterculiaceen die fertilen Staminalgruppen indes nicht immer über die Petalen zu liegen kommen, beweist Astrapaea Wallichii. Nach Anlage des Kelches und der Petalen ist der Blütenboden halbkugelig gewölbt, vor den Kelchblättern aber jeweils in der gleichen Drehungsrichtung gegen die Petalen verschoben, wölben sich dann fünf große kreisförmige Primordien auf, während in den Tälern zwischen ihnen ganz gegen die Blütenmitte zu, die Anlagen von fünf sich später petaloid entwickelnden Staminodien erscheinen. Weitere Staminalanlagen treten dann noch nahe der Primordien, aber gleichfalls in den Tälern, meist auf der einen Seite der Primordien auf, ohne daß sie jedoch auch nicht ab und zu auf beiden Seiten (Fig. 4 vor Sep. *a*) stehen könnten, was wohl das ursprüngliche Verhältnis darstellt. Auf den Primordien entstehen je fünf Stamina, erst zwei gegen die Blütenmitte zu, darunter wieder zwei und schließlich noch eines.

Im weiteren Verlaufe der Entwicklung schließen sich die Primordien-Stamina, die davon seitlich stehenden fertilen und auch die Staminodien

zu einer unten kurz verwachsenen Röhre zusammen. Wenn hier also ohne Unterschied sich alle zusammenschließen, so fragt es sich, wie denn ihre verschiedene Entstehungsart aufzufassen ist. Dabei ist es nun wieder das nächstliegende, die Primordien als nur bevorzugte Partien des Blütenbodens zu betrachten. Daß daneben auch die Täler imstande sind, Organe hervorzubringen, offenbart und ergibt sich aus der Anlage des jeweils sechsten und siebenten Stamens und der Staminodien. Daß aber an den Partien des Blütenbodens, die sich hier als tieferliegende Stellen zeigen, gegenüber den Primordien eine Reduktionstendenz herrscht, das spricht sich in folgendem aus: erstens die Täler bleiben gegenüber den Primordien im Wachstume zurück, zweitens, sie produzieren weniger Organe als die Primordien, drittens, auch diese sind bereits im Schwinden begriffen, was sich darin zeigt, daß die einen stets staminodial ausgebildet sind, während von den Fertilen meist nur noch auf der einen Seite der Primordien eines steht, die aber schließlich bei den von mir untersuchten Blüten hier und da auch ganz ausfallen können (Fig. 4 vor Sep. *b*), während sie in den Blüten, die Baillon zur Untersuchung vorlagen, überhaupt nicht vorhanden waren, da er hierüber nichts angibt.

Was schließlich die Verschiebung der Primordien seitlich vor die Sepalen betrifft, so ist sie dadurch zustande gekommen, daß von den zwei links und rechts von einem Primordium stehenden Staubblättern, die in kräftig entwickelten Sektoren noch vorhanden sind, meist je eines durch zu schwache Ausbildung des entsprechenden Sektorenflügels nicht mehr angelegt wird, und so durch die kräftigere Ausbildung des anderen das Primordium verschoben erscheint. Im Falle einer beiderseitigen Unterdrückung kommen dann genau wie bei Ausbildung von je einem linken und rechten Stamen die Primordien wieder genau episepal zu stehen (Fig. 4 vor Sep. *a* und *b*).

Von diesem letzterwähnten Falle ausgehend, ist dann die Brücke mit den übrigen Sterculiaceen hergestellt, nur das bei ihnen, wie oben ausgeführt, die fertilen Staminalanlagen epipetal stehen. Indem sich auch innerhalb der Dombeyeen die gleiche Reduktion der fertilen Staminalglieder vollzieht, finden wir eine Parallelreihe zu der oben für die Buettnerieen und Hermannieen aufgestellten: bei Dombeya Brucii und Pentapetes ist nämlich nach Eichler die Zahl der fertilen Stamina innerhalb einer Gruppe nur noch drei, bei verschiedenen Melhania-Arten ist sie schon auf 2—1 Stamen erniedrigt, bis bei Melhania tomentosa, wie auch oben bei Hermannia, auch noch die Staminodien unterdrückt werden.

Loasaceae. (Taf. VI und VII.)

Loaseae.

Den bei den Malvaceen aufgefundenen Verhältnissen entsprechen, worauf auch Čelakovsky hingewiesen hat, auch die der Loaseen. Das wesentliche ist wieder die Abfelderung des Blütenbodens in 10 fertile Interradien und 10 sterile Epiradien. Doch sind trotz völlig gleichen Endresultates der Gestaltung, die entwicklungsgeschichtlichen Anfangsstadien innerhalb verschiedener Gattungen nicht genau übereinstimmend und durch mehrere Autoren so mannigfach gedeutet worden, daß es, bevor auf allgemein leitende Gesichtspunkte weiter eingegangen werden kann, erst notwendig ist, die Entwicklungsgeschichte der einzelnen Gattungen zu betrachten.

Loasa.

Loasa triphylla (Fig. 1, 2 und 6) sei als erste untersucht, weil hier die Verhältnisse besonders klar und übersichtlich gestaltet sind. Auf dem flachgewölbten, in der Mitte leicht eingesenkten Blütenboden treten episepal fünf Furchen auf, denen fünf weitere epipetale folgen. Damit ist der Staminalteil des Blütenbodens in 10 breitere und leicht aufgewölbte Interradien und 10 schmale leicht eingesunkene Epiradien aufgeteilt. Jetzt erst erfolgt die Anlage der einzelnen Glieder des Androeceums; dabei erscheinen als die ersten 10 Anlagen, die der inneren Staminodien, jeweils auf der den Sepalradien zugekehrten Seite der interradialen Sektoren. Anschließend daran wird auf jedem Sektor ein Stamen angelegt, dem sich dann mehrmals je zwei weitere basalwärts fortschreitend anschließen, während gegen die Sepalradien zu nochmals je eine Anlage erfolgt, zu welcher dann genau episepal eine dritte sich gesellt, die zusammen zu den bei den Loaseen bekannten dreizähnigen staminodialen Schuppen verschmelzen.

Blumenbachia.

Blumenbachia Hieronymi (Fig. 4, 5, 7 und 8) bietet im wesentlichen gleiche Verhältnisse. Wieder erst fünf episepale Furchen, denen fünf epipetale folgen und den Blütenboden wie bei Loasa in 10 fertile Felder teilen. Gleich wie bei Loasa erfolgt auch die Anlage der zu Staminodien auswachsenden Gebilde. Wenn aber bei Loasa triphylla die 10 Interradien ganz gleichmäßig entwickelt waren, so sind bei Blumenbachia je fünf davon im Wachstume gegenüber den anderen gehemmt. Betrachtet man handpräparierte Blütenvegetationspunkte von Blumenbachia, so drückt sich diese Ungleichheit jeweils zweier von

episepalen Staminodien eingefaßter Sektoren schon dadurch aus, daß sich das erste Stamen des Plussektors vor das erste des Minussektors schiebt, wodurch die keilförmige Anordnung der fertilen Stamina zustande kommt gegenüber der rechteckigen bei Loasa triphylla; vergleicht man dann noch Mikrotomschnitte, so drückt sich die Förderung des einen Sektors noch um so deutlicher aus, weil hier die genaue Abgrenzung der zwei interradialen Partien besonders augenfällig ist.

Übrigens scheinen derartige Fälle einer ungleichseitigen Ausbildung von zwei benachbarten Sektoren auch bei anderen Arten von Loasa vorzukommen, wie sich aus Goebel's Figuren und Angaben über Loasa tricolor ergibt, während Loasa vulcanica sich bald wie Loasa triphylla, bald wie Blumenbachia und Loasa tricolor verhält.

Cajophora.

Betrachten wir den bisher festgestellten Entwicklungsgang, so mag es auffallen, daß die 10 zuerst angelegten Glieder des Androeceums schließlich nicht zu fertilen Staubblättern, sondern nur staminodial ausgebildet werden. Ein derartiger Vorgang ist zu begreifen, wenn wir annehmen, daß von den schon im allgemeinen geförderten Inderradien erst die episepal gewandten Flügel im Wachstume gefördert sind, während dann später das Verhältnis sich zugunsten der epipetal gewandten Flügel umkehrt. Das scheint nun tatsächlich auch bei Cajophora lateritia (Fig. 3) der Fall zu sein. Hier wird nämlich, indem die Staminodien sämtlich zuerst auftreten, jedesmal durch die Anlage der inneren Staminodien die ganze Fläche der fertilen Interradien bis auf ein kleines für die erste Staubblattanlage reserviertes Stück aufgebraucht und erst, nachdem jetzt petalwärts kräftiges Wachstum eintritt, werden die Existenzbedingungen für die fertilen Staubblätter geschaffen.

Umgekehrt liegen dann die Verhältnisse bei Loasa tricolor. Hier würden nach Goebel die epipetalwärts gewandten Flügel von vornherein die geförderten sein, indem schon vor Anlage der Staminodien die ersten Staubblätter entstehen; so daß sich also innerhalb der Linie Cajophora — Blumenbachia und Loasa triphylla — Loasa tricolor verfolgen läßt, wie die ursprüngliche Förderung episepaler Partien sowohl innerhalb der Entwicklung einer Art (vgl. Cajophora), als innerhalb der Reihe einer ganzen Unterfamilie mehr und mehr zugunsten der epipetalen Partien gehemmt wird.

Um jedoch zu Cajophora zurückzukehren, so ist der weitere Verlauf der Entwicklungsgeschichte bei gleichmäßiger Förderung der 10 Interradien der gleiche, als bei Loasa triphylla.

Was indes bei denen, die in den Primordien nicht nur geförderte Partien des Blütenbodens, sondern bereits die Primitivanlage eines dédoublierenden Organes sahen, zu vielen Hypothesen Anlaß gegeben hat, ist, daß bei Cajophora die erste Furche nicht episepal, wie bei Loasa und Blumenbachia, sondern epipetal verläuft. Dabei war, wenn man in einem Fall Dédoublement des epipetalen, im anderen Falle des episepalen Primordiums annahm, dennoch jedesmal das Endergebnis der Entwicklung das gleiche.

Racine hat angesichts dieser Verhältnisse zu dem Ausweg gegriffen, zwei Staminalkreise anzunehmen, wobei er mit Beziehung auf Loasa sagt, es würden sich die fertilen Stamina als ein einheitliches Primordium zeigen, zwischen welchen in den Tälern nachher die Staminodien entstünden, bei Cajophora dagegen würden die Primordien die sterilen Anlagen liefern, während die fertilen Staubblätter zwischen den Primordien hervorwachsen sollen. Daß derartige Erklärungen nur Machenschaften sind, um einer vorgefaßten Theorie auf die Beine zu helfen, liegt auf der Hand. Hier sei nochmals ausdrücklich festgestellt, daß mit Ausnahme der fünf episepalen Staminodien alle übrigen Glieder des Androeceums auf den 10 interradialen Feldern, die jedesmal der Hälfte eines ursprünglichen Primordiums entsprechen, angelegt werden.

Wenn sich Racine im weiteren noch gegen Goebel's angebliche mechanische Erklärung der Blütengestaltung wendet, indem er zeigen will, daß entgegen den überall gleichen Raumverhältnissen bald der eine, bald der andere Staminalkreis zuerst auftritt, so hätte er aus der Abhandlung Goebel's, gegen die er sich wenden will, zum mindesten soviel entnehmen müssen, daß der kritisierte Autor in den Primordien ja überhaupt nicht Glieder eines Kreises sieht, sondern nur im Wachstum bevorzugte Stellen des Blütenbodens, wobei sich das Verhältnis der Förderung im Laufe der Entwicklung wohl wieder verschieben oder aufheben kann. Was schließlich betrifft, daß die Gestaltung des Blütenbodens mit der Anlage und Vielzahl der Glieder nicht in Verbindung stehen soll, so ist aus Payer's, Goebel's und auch Racine's Figuren deutlich zu sehen, daß vor den Petalen, wo auch die Mehrzahl der Anlagen steht, der Blütenboden größere radiale Ausdehnung besitzt, als vor den Sepalen. Daß die Vielzahl von Organen allein durch Blütenbodenverhältnisse rein mechanisch bedingt ist, soll damit nicht behauptet werden; nur daß Förderung oder Hemmung von Sektoren gleichzeitig im Wachstume des Blütenbodens und in der Vielzahl der gelieferten Organe Ausdruck findet, liegt auf der Hand.

Was die noch zu besprechenden Loaseen-Gattungen

Klaprothia und Sclerothrix

betrifft, so ist auch hier die Trennung in fertile Interradien und sterile Epiradien eine deutliche. Dabei liefert bei Sclerothrix jeder Interradius je ein bis zwei fertile Stamina neben einem zuletzt angelegten Staminodium, während Klapprothia neben einem episepalen Staminodium etwas mehr interradiale Anlagen aufweist.

Der Leitbündelverlauf wurde an Loasa triphylla untersucht. Es vereinigen sich die Stränge, die von je zwei interradialen Staminalgruppen kommen, mit dem des mittleren episepalen Staminodiums zu einem gemeinsamen episepalen Hauptbündel, in welches etwas tiefer das mediane Kelchleitbündel einmündet. Das zweite und epipetale Leitungsgewebe besteht aus den von der Korolle kommenden Leitungsbahnen, denen sich auch jemals die seitlichen je zweier benachbarter Kelchblätter anschließen.

Bevor wir uns mit der Betrachtung der zweiten Unterfamilie, der Mentzelioideen, einem neuen Entwicklungstyp, nämlich dem der Rosaceen zuwenden, mag es angebracht sein, kurz zusammenzufassen, was die bisher betrachteten Familien Gemeinsames boten.

Bei einer bei allen Gattungen stets zentrifugalen Anlegungsfolge des Androeceums bieten Formen den Ausgangspunkt der Betrachtung, bei welchen die Staminalanlage ringsum gleichmäßig am Blütenboden erfolgt (polyandrische Cistaceen, Brathys, Corchorus). Davon können sich ableiten: einesteils, indem sich die Fertilität des Vegetationspunktes zwar ringsum gleichmäßig erhält, jedoch im ganzen zugunsten der bei polyandrischen Formen zuerst angelegten Glieder gemindert wird, Formen, wie sie die oligandrischen Cistaceen und Brathys-Arten darstellen. Daneben ist eine zweite Art der Reduktion sehr häufig: Die der Beschränkung der Staminalanlage auf einige geförderte Partien des Vegetationspunktes; diese können dabei entweder fast den ganzen Blütenboden einnehmen und nur schmale sterile Streifen zwischen sich freilassen (Sparmannia Hypericum), oder die Reduktion ist weiter fortgeschritten und hemmt neben der Bildung mehr oder minder stark besetzter Primordien ansehnliche Teile des Blütenbodens. Diese letzteren können dann im weiteren Verlauf der Entwicklung auch noch zur Bildung von Staminodien oder leicht abortierenden Stamina schreiten (Sterculiaceen, Loaseen). Oder sie bleiben normal ganz steril (Malvaceen).

Bezüglich des nunmehr zu betrachtenden Rosaceentyps, so ist schon einleitend erwähnt worden, daß sich hier wie beim Papaveraceentyp die Staminalanlage zentripetal vollzieht. Was uns aber zum Cistineentyp überleitet, ist, daß sich auch hier das embryonale Gewebe nicht in terminaler Lage befindet, sondern bei becherförmiger Austiefung des Vegetationspunktes als interkalarer Gürtel unterhalb der Kelch- und Kronblätter liegt, im Gegensatz zu den Cistineen, wo er oberhalb des Perianth zu liegen kommt.

Mentzelioiden.

Die mehrfach untersuchte Entwicklungsgeschichte dieser Gruppe zeigt für Mentzelia concatti folgendes Bild: Auf dem trichterförmigen Blütenboden treten nach Anlage der Kelch- und Blumenblätter fünf episepale Stamina auf, während vor die Petalen je ein bis drei weitere zu stehen kommen. Mit diesen obersten Staubblättern alterniert ein gleichzähliger, tiefer im Innern des Trichters stehender Kreis, dem sich noch weitere anschließen, während schon lange vor Anlage der letzten Stamina die drei Karpiden angelegt werden; dabei ist klar, daß je tiefer im Trichterinneren die einzelnen Stamina angelegt werden, um so geringer der Umfang der sie enthaltenden Ringe wird, so daß, da die Gliederzahl sich nicht vermindert, Größe und Durchmesser der obersten und der tiefer stehenden Stamina erheblich verschieden sind. Das erhellt aus folgenden Zahlen:

Stamen des äußersten Ringes	Länge	18	mm,	Durchmesser	1	mm
„ „ mittleren „	„	13	„	„	0,47	„
„ „ inneren „	„	10	„	„	0,30	„

Myrtaceae. (Taf. VIII.)

Ringsum gleichmäßige Ausbildung des Androeceums liegt nach den Angaben Payers bei Punica und Eucalyptus vor. Daneben kommen innerhalb der Familie mehr und mehr reduzierte Formen vor.

Myrtus.

Myrtus communis (Fig. 4). Nach Anlage des Kelches wölben sich vom Rande über dem trichterförmig vertieften Blütenboden fünf alternisepale halbkugelige Partien vor, die einige Zeit später nach oben und außen die Petalen abgliedern, während sie in ihrem unteren Teil die ersten Stamina tragen. Diese stehen zu je zweien dem Rande der Blumenblätter genähert. Zwischen ihnen werden noch ein bis zwei weitere Stamina angelegt; damit alternieren tieferstehend weitere, bis im

endlichen Verlauf der Entwicklung die Staminalanlage auch auf die zwischen den Primordien gelegenen Partien übergreift, so daß schließlich der ganze Trichterrand ringsum gleichmäßig von Staubblättern besetzt ist. Zugleich verliert sich auch die anfangs starke Hervorwölbung der Primordien, entgegen den Zeichnungen Payer's, wo die Primordien bis zuletzt scharf umgrenzt sind und auf ihnen allein die Stamina stehen sollen.

Callistemon.

Callistemon salignus (1—3). Auch hier entstehen die Petalen wieder aus oberen und äußeren Abschnitten der stark vorgewölbten Primordien. Die Staminalanlage erfolgt mit je zwei Staubblättern von der Primordienmitte aus; ihnen schließen sich links und rechts je eines an, während tiefer drei weitere alternierend folgen. Schließlich können sich auch zwischen den Primordien noch ein bis zwei Anlagen einschieben. Mit dem weiteren Wachstum der Knospe tritt auch bei Callistemon die Primordienaufwölbung durch starkes Tangentialwachstum des gesamten Blütengürtels zurück, wobei sich die später entstandenen Stamina so in die mittlerweile gebildeten Lücken der ersten einschieben, daß in ausgewachsenen Blüten nur ein einziger Staubblattkreis vorhanden zu sein scheint. Die Anlage der Karpiden erfolgt hier wie bei Myrtus vor Erscheinen der letzten Stamina.

Formen, wie die beiden hier beschriebenen Arten, bei denen das Auftreten der Stamina erst auf die Primordien beschränkt, später doch auch auf die zwischenliegenden Partien übergreift, leiten von Punica und Eucalyptus zu solchen Fällen über, wo nur noch auf den Primordien die nicht mehr zahlreichen Stamina angelegt werden. Sie sind aber auch ein neuerlicher Beweis, daß die Primordien nur geförderte Blütenbodenpartien darstellen und daß sich im Laufe der Entwicklung diese Förderung zugunsten der übrigen Partien wieder aufheben kann. Würden dagegen die auf den Primordien gebildeten Staubblätter nur Teile eines sich spaltenden Phylloms sein, so wäre, abgesehen davon, daß die Abgrenzung dieser und der übrigen Stamina schwer abzusehen wäre, auch die ganze Entwicklungsgeschichte unverständlich.

Melaleuca.

Melaleuca micromera (Fig. 5). Die ersten Stadien sind dieselben, wie bei den vorgenannten Arten. Von den Staubblättern wird das erste genau über den Petalen, die weiteren daran und darunter anschließend angelegt. Dabei können die einzelnen Stamina je eines Primordiums mehr oder minder hoch miteinander verwachsen.

Interessant ist wegen seines oft recht verschiedenen Anschlusses der Verlauf der einzelnen Staminalbündel (Fig. 6). Während im allgemeinen die Bündel der einzelnen Stamina einer Gruppe nach Eintritt in den Blütengürtel sich miteinander und dem Petalenleitbündel vereinigen, kommen Fälle vor, wo entweder die einzelnen Bündel nach Eintritt in den Blütenboden, noch längere Strecken getrennt verlaufen, wobei schließlich dann wenigstens eines noch mit dem Kelchleitbündel verschmilzt; in anderen Fällen vereinigt sich ein Teil der Bündel untereinander, während eines der gleichen Gruppe mit dem Petalenstrang verschmilzt; kurz, die mannigfachsten Kombinationen und Unregelmäßigkeiten sprechen deutlich und eindringlich gegen die Konstruktion irgendwelcher Beziehungen zwischen morphologischen Verhältnissen und Gefäßbündelverkauf.

Ganz das gleiche zeigen die Leitbündelverhältnisse bei Calothamnus Schaueri. Auch hier ein regelloses Verschmelzen bald der einzelnen Staminalbündel unter sich allein, bald ganz oder einzeln mit den der Koroll- und Kelchstränge. Daß aber innerhalb der langen Phalangenträger keinerlei Fusionen vorkommen, sondern jedes Stammen sein eigenes Bündel hat, zeigt wieder wie bei Hypericum aegyptiacum und der noch zu erwähnenden Tristania conferta, daß nach der ersten Anlage der Stamina — und nach dieser hat ja erst das die Phalangen bildende Wachstum der Insertionszone eingesetzt — keine Spaltung stattgefunden hat. Im übrigen die Entwicklungsgeschichte von Calothamnus und Tristania zu untersuchen, ist nicht möglich gewesen. Sie dürfte sich indes von der von Callistemon nicht wesentlich unterscheiden, nur daß auch bei der polyandrischen Tristania die Stamina auf den Primordien allein stehen werden, um dann durch Streckung der Insertionszone in der bekannten Weise emporgehoben zu werden.

Lecythidaceae. (Taf. IX.)

Anschließend an die Myrtaceen sei noch diese Familie besprochen, obwohl sie hinsichtlich ihrer Entwicklung dem Cistineentyp zuzurechnen ist.

Couroupita.

Couroupita guianensis. Bei Anlage des wie die ganze Blüte sechszähligen Kelches tritt erst das vordere mediane Sepalum auf, dem sich links und rechts zwei transversale anschließen, während gleichzeitig das hintere mediane angelegt wird und zuletzt sich noch die beiden hinteren transversalen einfügen. Von den dann auftretenden Blumenblättern entstehen zuerst die beiden vorderen, dann die zwei hinteren, bis schließlich zuletzt die beiden transversalen angelegt werden. Gleich-

zeitig wölbt sich der Blütenboden zu einem ansehnlich breiten Staminalring auf, während noch vor Anlage der einzelnen Stamina die sechs Karpiden erscheinen. Zentrifugal erfolgt vom inneren Rand des Staminalwalles aus die Anlage des Androeceums, ohne Beziehung zum Perianth mit ungefähr 30 bis 40 Gliedern im innersten Ring, während gegen die Peripherie die Gliederzahl noch weiter beträchtlich steigt. Noch ehe der Staminalwall mit Anlagen voll besetzt ist, gewinnt der vor Sepalum 1 liegende Sektor gegen die Peripherie zu weiter an Umfang; während sich der übrige Teil des Staminalwalles noch ganz mit Staubblättern bedeckt, wölbt sich die Zuwachszone vor Sepalum 1 leicht auf, um nun gleichfalls in zentrifugaler Entstehungsfolge Staubblattanlagen zu erzeugen. Indem sie im Laufe der Entwicklung interkalar emporwächst, liefert sie schließlich die bekannte helmartige Staubblattgruppe. Diese, in ihren einzelnen Gliedern miteinander verwachsen, zeigt wieder deutlich, wie mannigfach einesteils ursprünglich ganz gleich angelegte Organe (die Staubblätter des Ringes und der Helmgruppe) im weiteren Entwicklungsverlauf zu den verschiedensten Gruppen zusammentreten können, anderenteils wie von der Gruppenbildung in der fertigen Blüte kein Schluß auf die gemeinsame Abstammung oder nähere Zusammengehörigkeit von Organen gezogen werden darf.

Rosaceae. (Taf. X.)

Die Entwicklungsgeschichte und die Stellung der Staubblätter sind bei dieser Familie durch die Arbeiten zahlreicher Autoren: Payer, Hofmeister, Goebel, Eichler, Dickson, so bekannt, daß im folgenden nur das Ergebnis experimenteller Untersuchungen an

Agrimonia

angeführt werden sollen. Gehen wir von den reichsten Formen aus, wie sie Blüten kräftig entwickelter Pflanzen von Agrimonia odorata (Fig. 1) zeigen, so schließen sich neben die fünf erst angelegten episepalen Stamina je links und rechts ein weiteres an, zwischen die sich nicht selten rein epipetal ein drittes einschieben kann. Weiter innen stehen sowohl vor den Petalen ein bis zwei alternierende Staubblätter, während wieder rein episepal ein weiteres Stamen sich findet.

Indem nun die beiden epipetalen Stamina, wie sie sich außer bei Agrimonia auch sonst häufig bei den Rosaceen finden, von Eichler als auf Dédoublement zurückführbar angesehen wurden, während Dickson die ganzen episepalen Gruppen hier als auch bei anderen Rosaceen als verzweigte Staubblätter gedeutet hat, so ist, trotzem schon Goebel

und Hofmeister gegen eine derartige Auffassung aufgetreten waren, doch wünschenswert gewesen, durch experimentelle Untersuchungen nachzuweisen, daß innerhalb der Rosaceen gleichfalls Formen mit reichem Androeceum als phylogenetisch ursprünglich aufzufassen sind.

Mustern wir die übrigen Agrimonia-Arten durch, so weist Agrimonia Eupatoria (Fig. 3) eine im Vergleich zu Agrimonia odorata entschieden ärmere Ausbildung des Androeceums auf. Meist treten neben den ersten episepalen Staubblättern nur noch links und rechts je eine Anlage auf, ohne jedoch in der Regel in allen Sektoren ausgebildet zu sein, während Agrimonia leucantha (Fig. 2) eine Zwischenform zwischen den beiden Arten vorstellt, indem in der Regel noch die inneren episepalen Stamina entwickelt sind.

Zwischen diesen drei stufenweise ärmer werdenden Arten ließen sich nun Übergänge dadurch finden, daß Blüten von weniger kräftigen und schlecht ernährten Pflanzen einer reicheren Art jeweils den Blüten einer kräftig wachsenden und gutgenährten, aber im allgemeinen ärmeren Art, entsprachen. Blüten von Agrimonia leucantha, die im Spätherbste abgenommen waren, und solchen des Sommers gegenüber bereits als arm gelten konnten, deckten sich hinsichtlich der Ausbildung des Androeceums mit Blüten, die von kräftig genährten Agrimonia Eupatoria-Pflanzen eingesammelt wurden. Dazu fanden sich bei Agrimonia leucantha in den erwähnten Herbstblüten mehrfach Staminodien verschiedener Ausbildung, was gleichfalls auf eine Minusbewegung der Blütenbildung, nicht aber auf Rückkehr zur Stammform schließen läßt.

Bei Agrimonia Eupatoria ist ferner durch Entblättern die Staminalzahl noch weiter unter den Durchschnitt gebracht worden, so daß von den beiden epipetalen Staubblättern sektorenweise entweder gar keines mehr, oder doch nur in Einzahl angelegt wurde; dabei blieb die interradiale Stellung desselben erhalten, was zeigt, daß bei Anlage von zwei epipetalen Staubblättern, wie sie normal erfolgt, nicht von einer Spaltung einer ursprünglich einfachen Anlage die Rede sein kann, sonst müßte sie ja bei einfacher Ausbildung auch die Normalstellung wieder einnehmen. Dagegen wurde an Stelle der fehlenden Anlage sehr oft eine leichte Aufwölbung des Blütenbodens beobachtet, was schließen läßt auf die ersten, die Staminalbildung einleitenden Zellteilungen, die aber im weiteren Verlaufe der Entwicklung nicht weiter zur Ausbildung gelangten.

Schließlich wurden an einer schon äußerlich recht reduzierten auf Sand wachsenden Agrimonia Eupatoria noch Blüten mit nur fünf, den sonst zuerst angelegten episepalen Staubblättern gefunden (Fig. 4).

Wenn diese hiermit wiedergegebenen Verhältnisse im allgemeinen die Blüten als ganzes betreffen, so ist schon hingewiesen worden, daß sich auch innerhalb der Blüten jeweils über den episepalen Sektoren die gleichen Verhältnisse wiederholen, so daß die aufgestellte Reduktionsreihe als eine dreifache bezeichnet werden kann: Innerhalb der Gattung, innerhalb der einzelnen Art, in Hinsicht auf ihre Plus- und Minusausbildung und schließlich noch innerhalb der einzelnen Blüte hinsichtlich der Plus- und Minusausbildung der einzelnen Sektoren.

Mit diesem letzten Punkt kommen wir auf eine Tatsache, die innerhalb der Morphologie auch der radiären Blüten von Wichtigkeit ist, nämlich die, daß sich der Strom bildnerischer Kräfte innerhalb der Blüte nicht gleichmäßig, sondern über einzelne Sektoren und auch hier wieder oft mit verschiedener Intensität verteilt. Betrachtet man Diagramme, wie sie die beigefügte Tafel in Fig. 5—8 enthält, so ergibt sich, daß von den fünf Sektoren einer Blüte einige eine reichere Ausbildung erfahren haben, als die übrigen. Dabei bilden die dargestellten Verhältnisse nicht etwa selten auftretende Fälle, sondern sie stellen die Regel dar, innerhalb der 300—400 untersuchten Blüten der drei obengenannten Agrimonia-Arten.

Was die genaueren Verhältnisse betrifft, so sind sie folgendermaßen aufzufassen: Von den 10 Sektoren, in welche die Agrimonia-Blüten zerlegt werden können und die zur Hälfte episepal und zur Hälfte epipetal stehen, sind die ersteren mit einem mittleren, je einem links und rechts anschließenden äußeren und oft noch einem mittleren inneren Stamen entschieden die geförderten, während die epipetalen Sektoren mit nur ein bis zwei Staminalgliedern, als in einer Minusbewegung begriffen, anzusehen sind.

Das drückt sich darin aus, daß sie nur noch bei schon im allgemeinen reich ausgestatteten Blüten Stamina produzieren, und auch dann diese bereits zu Staminodien reduziert sein können, während in nur mittelmäßig entwickelten Blüten die Organbildung über den epipetalen Sektoren ganz unterbleibt. Unter dem gleichen Gesichtspunkt ist auch die Tatsache zu bringen, daß Fälle von Meiomerie (Fig. 10—12) sich innerhalb der epipetalen Sektoren vollziehen, während Pleiomerie (Fig. 9) innerhalb der episepalen Radien stattfindet. Das schließt natürlich nicht aus, daß sich innerhalb ein und derselben Blüte Minustendenzen auch schon über den Sepalen bemerkbar machen, während die epipetalen noch nicht so tief erfaßt worden sind, daß es zu ihrer völligen Unterdrückung gekommen wäre; wie sich auch innerhalb ein und derselben Blüte

Kompensationstendenzen geltend machen können, indem unter Schwund eines epipetalen Sektors ein episepaler zur Pleiomerie (Fig. 13) schreitet.

Die hier vertretene Auffassung ist bereits von Murbeck in einer 1914 veröffentlichten Arbeit: „Über die Baumechanik bei Änderungen im Zahlenverhältnisse der Blüte“ zur Aussprache gelangt, wobei Murbeck sich freilich die bei Pleiomerie entstandenen Organe als aus Spaltung entstanden denkt. Für eine derartige Auffassung liegt indes kein Beweis vor. Vielmehr ist es schon von vornherein nicht wahrscheinlich, daß die Spaltung eines Organes den primären Vorgang bedeutet und die entsprechende Vergrößerung des Blütenbodens nur die Folge davon darstellt. Hingegen wird, wenn irgendeinem Sektor eine größere als die normale Baustoffmenge zugeführt wird, zunächst dieser Überschuß im tangentialen Wachstum des betreffenden Blütensektors seinen Ausdruck finden. Daß dabei aber mit Vergrößerung des Sektors, die möglicherweise bis zur Verdoppelung führen kann, auch die für den neugeschaffenen Sektor charakteristischen Organe angelegt werden, erhellt ohne weiteres aus den Tatsachen, die bei den gepaarten Blattanlagen festgestellt wurden.

Übergangsbildungen, wie sie dabei oft vorkommen, sind nicht beweisend für eine Organspaltung als solche. Sie sind nur ein Zeichen dafür, daß infolge eines anfänglichen Materialüberschusses bereits die Tendenz vorhanden war, einen Sektor mehr zu bilden, daß aber im weiteren Verlaufe der Entwicklung doch nicht genügend Baumaterial nachgeschoben wurde, um zwei völlig ausgebildete Sektoren entwickeln zu lassen.

Wenn Murbeck aus Verschmelzungen von Kelch- und Blumenblättern, die er oft fand und die Verfasser auch bei den Agrimoniablüten wieder feststellte, abermals einen Beweis für seine Spaltungstheorie sieht, so sind Fälle dieser Art nicht anders aufzufassen, als die eben besprochenen Übergangsbildungen von Organen ein und derselben Kategorie.

Schließlich ist neben Betonung der Selbständigkeit der einzelnen Sektoren doch wohl auch noch eine tangential wirkende Rhythmik innerhalb der Blüten anzunehmen. Denn anders wäre es schwer einzusehen, warum, sobald statt eines sepaloiden Sektors, deren zwei angelegt werden, auch der petaloide Sektor auftritt.

Mimosaceae. (Taf. XI.)

Die Familie stellt hinsichtlich ihrer Entwicklungsgeschichte den Übergang dar zwischen dem Rosaceentyp einerseits und andererseits dem

der Papaveraceen. Der Blütenboden ist nicht mehr trichterförmig eingetieft, und die Organanlage erfolgt in rein akropetaler Reihenfolge und endet mit Auftreten der Karpiden. Was aber die Familie eng mit dem Rosaceentyp verknüpft, ist die Art der Staminalgruppierung; hier wie dort schreitet sie nach Auftreten der ersten episepalen Staubblätter links und rechts petalwärts in gleicher Höhe fort, um erst in zweiter Linie die Glieder der inneren Reihe folgen zu lassen.

Albizzia.

Gehen wir bei der Einzelbetrachtung von den polyandrischen Ingeen und Acacieen aus, so bietet Albizzia lophantha (Fig. 1) unter den untersuchten Formen das reichste Androeceum. Zwischen den zuerst angelegten fünf episepalen Staubblättern befindet sich epipetal ein weiter Zwischenraum, der sich bald, indem von dem erstangelegten Stamen die Entwicklung gegen die Petalenmitte zu fortschreitet, jeweils mit 5—6 Anlagen besetzt; damit alterniert ein zweiter Kreis, während sich ein dritter, vierter und fünfter noch weiter entsprechend anschließt, bis zuletzt mit Auftreten des medianen Karpides die Entwicklung abschließt.

Calliandra.

Calliandra tetragona (Fig. 2 und 3). Wieder ist das erste Stamen das episepale, an das sich links und rechts je ein weiteres anschließt, während ein drittes oder selten zwei rein epipetal in dem noch verfügbaren Zwischenraum eingefügt werden. In zweiter Reihe folgt wieder episepal ein Stamen, während vor den Petalen 2—3 Anlagen mit den äußeren 3—4 Staubblättern alternieren. Indem nochmals episepal und epipetal je 5—10 weitere Glieder angelegt werden, gelangt die Entwicklung mit Auftreten des Karpides zum Abschluß.

Acacia.

Ebenso verläuft die Entwicklung bei Acacia paradoxa (Fig. 4), während nach Rohrbach Acacia oxycedrus bei größerem Reichtum des Androeceums wieder den Verhältnissen bei Albizzia entspricht, indem die Glieder des zweiten Kreises mit sämtlichen der ersten alternieren, nicht wie bei Calliandra, zum Teil wieder superponiert und episepal stehen.

Neben derartig polyandrischen Formen enthält die Familie in ihren übrigen Untergruppen noch diplo- und haplostemone Formen, ohne daß diese durch irgendwelche Übergänge mit den polyandrischen verbunden werden. Entwicklungsgeschichtlich bieten sie wenig Interessantes, nur

darauf mag hingewiesen werden, daß während die Stamina hier, wie bei den polyandrischen Mimosaceen gleichgroß angelegt werden, der zur Verfügung stehende Blütenbodenraum erheblich kleiner ist.

Mimosa.

Das wird ohne weiteres aus den beigefügten Figuren von Anfangsstadien der Entwicklungsgeschichte von Mimosa pudica (Fig. 5) und den mit gleicher Vergrößerung gezeichneten von Albizzia und Acacia erhellen.

Neptunia.

Bei der diplostemonen Neptunia oleracea werden die Staminalglieder der „sexuellen" und der „neutralen" Blüten in gleicher Weise angelegt, wie auch die fertigen Gebilde innerhalb der Grenzzone durch alle Übergänge miteinander verbunden sind.

Papaveraceae.

Hinsichtlich des Androeceums dieser Familie stehen sich wie hinsichtlich des Androeceums sämtlicher polyandrischen Blüten wieder die beiden Auffassungen gegenüber: Die eine, welche die Vielzahl als die Ursprüngliche, die andere, welche sie als auf Dédoublement beruhend, ansieht. Über die Gründe, welche die zahlreichen Forscher zur Stütze der Dédoublementstheorie und in betreff der Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der ganzen Reihe der Rhoeadales vorbringen, im einzelnen zu referieren, liegt nicht im Rahmen dieser Arbeit, auch würde damit oft Wiederholtes nur nochmals wiederholt werden. Indem in dieser Hinsicht auf Einleitung und Schluß der Murbeck'schen Arbeit verwiesen werden muß, kann es hier nur darauf ankommen, entsprechend der bei der Untersuchung der vielen Familien, welche polyandrische Blüten enthalten, gewonnenen Einsicht auf allgemeine Gesichtspunkte hinzuweisen.

Wer den Dédoublementsgedanken unbedingt verfechten will, wie es in letzterer Zeit Murbeck noch einmal versucht hat, wird, wenn er auf die Entwicklungsgeschichte keinen Wert legt, immer darin eine Stütze seiner Anschauung finden, daß er bei Blüten, die wie jene von Chelidonium und Eschscholtzia und anderen Papaveraceen je 12 Staubblattreihen aufweisen, je drei ungefähr vor die Petalen fallende zusammenfassen und als durch Spaltung in tangentialer und serialer Richtung aus einem Organ entstanden, wird annehmen können. Dabei müßte das Dédoublement natürlich kongenital sein.

Abgesehen von einer derartigen zahlenmäßigen Berechnung und Zusammenfassung wird allerdings keine Stütze zu erbringen sein, und

selbst diese wird da hinfällig, wo, wie in Blüten von Roemeria hybrida (Murbeck, Taf. XII, Fig. 1—3) und Papaver somniferum (Taf. VII, Fig. 3, 5 und 6) später angelegte Stamina genau im Zwischenraum zwischen den Petalen stehen. Wenn Murbeck sie als Flankenbildung des äußeren dédoublierenden Staubblattes ansieht, und diese Ansicht unter Hinweis auf den Gefäßbündelverlauf zu stützen sucht, so ist dieser Grund natürlich nicht stichhaltig; wenn nur vier epiradiale, zwei mediane und zwei transversale Hauptgefäßbündel im ganzen für das Androeceum zur Verfügung stehen, ist klar, daß sich auch interradial stehende Glieder dem transversalen oder medianen Gefäßbündel anschließen müssen, wie überhaupt, wie aus den zahlreichen aufgeführten Beispielen inbetreff des Strangverlaufes hervorgeht, aus den Leitbündelverhältnissen keine morphologischen Schlußfolgerungen gezogen werden können.

Wenn Murbeck bezüglich der serialen Spaltung sich auf Fälle bezieht, in denen ein Glied eines äußeren Kreises mit einem eines nächst tieferstehenden verwachsen ist, und dies als Zeichen für Spaltung ansieht, da er annimmt, daß nur Glieder ein und derselben Kategorie ineinander verschmelzen können, so ist dies eine willkürliche Auffassung; derartige Fälle gehören unter dem gleichen Gesichtspunkt betrachtet, wie diejenigen, die bei Agrimonia Verwachsungen von Kelch- und Kronblättern zeigten. Sie sprechen nur davon, daß an der betreffenden Stelle des Blütenbodens zwar ursprünglich Material vorhanden war, um die Anlage für zwei Organe einzuleiten, daß aber später nicht genug Baustoffe nachgeschoben wurden, um den Blütenboden weiterhin soweit an Umfang zunehmen zu lassen, daß die beiden Organe frei übereinander sich hätten ausbilden können.

Hungerkulturen, die im Sommer 1916 von Papaver somniferum gezogen wurden, lieferten im allgemeinen die gleichen Resultate, wie sie Murbeck erhielt. Was sich bis zuletzt erhält, sind jeweils die zuerst angelegten Stamina, deren Zahl sich sogar bis auf die der allerersten vier beschränken kann. Würden derartig veringerte Androeceen dem ursprünglichen Papaveraceentyp entsprechen, was schon durch die in den Reduktionsformen zahlreich auftretenden Staminodien recht unwahrscheinlich gemacht ist, so müßten sie entsprechend der Stellung der angeblich dédoublierenden vier Stamina in die Mediane und Transversale zu stehen kommen, während sie in Wirklichkeit, wie bereits oben erwähnt, die Stelle der in polyandrischen Papaverblüten zuerst angelegten Stamina einnehmen, also annähernd diagonal stehen.

Allgemeiner Teil.

Nachdem im bisherigen die Entwicklungsgeschichte von 12 Familien, ungefähr 40 Gattungen und über 50 Arten gegeben wurde, erübrigt es, die bei diesen Untersuchungen geförderten allgemeinen Tatsachen kurz zusammenzufassen.

Vegetationspunkt.

Es handelt sich, wie bereits einleitend darauf hingewiesen wurde, um drei Typen:

1. Die Organanlage erfolgt wie beim vegetativen Sproß rein akropetal (Papaveraceen, Mimosaceen).

2. Die Anlage des Androeceums erfolgt auf einer interkalar eingeschobenen Meristemzone, die bald bei trichterförmig vertieftem Blütenboden unter das Perianth zu liegen kommt, wobei die Staminalglieder zentripetal angelegt werden (Rosaceen, Myrtaceen, Mentzelioideen), oder

3. über dem Perianth liegt und die Staubblätter in zentrifugaler Reihenfolge entstehen läßt (Cistaceen, Hypericaceen, Columniferen, Loaseen, Lecythidaceen).

Gerade der letzte Typ ist dabei als für Dédoublement bezeichnend betrachtet worden. Dabei sollte es gleichgiltig sein, ob die dédoublierenden Kreise bei der ersten Anlage noch sichtbar waren (wie man bei den Formen mit Primordien annahm) oder ob die Staminalanlage ringsum gleichmäßig erfolgte; im letzteren Falle sollte Verschmelzung der Ränder der dédoublierenden Staubblätter vorliegen.

Dagegen sind Hofmeister und Goebel aufgetreten, indem sie den letzt geschilderten Fall als Eine der entwicklungsgeschichtlichen Möglichkeiten des Sprosses betrachten und Goebel hat im besonderen auf seine Häufigkeit gerade bei Sprossen beschränkten Wachstums hingewiesen. Während sie bei Angiospermen, vorzüglich „bei zu Reproduktionszwecken umgebildeten Sprossen", also Blüten und Infloreszenzen (Dorstenia, Typha, Valisneria) sich finden, sind sie bei Thallophyten auch innerhalb der vegetativen Region anzutreffen (Ectocarpus).

Primordien und Sektoren.

Seit Hofmeister und Payer als Primitivanlagen sich später verzweigender Staubblätter angesehen, liegen zahlreiche Gründe vor, in den Primordien nur im Wachstume geförderte Partien des Blütenbodens zu sehen:

1. Die Primordien wachsen vor ihrer „Verzweigung" nie nach Art von sonst sich verzweigenden Blättern über den Ort ihrer Entstehung empor, sondern sind auf dem Blütenboden nur als flächenförmige Aufwölbungen sichtbar;

2. die Primordien entsprechen schon in ihrer ersten Anlage an Größe immer einem ganzen Abschnitt des Vegetationspunktes. Ihre Fläche kommt immer der Flächensumme der von ihnen produzierten Organe gleich, während wirklich spaltende Organe (vgl. Malvaceenstamina) bei der ersten Anlage an Größe einem nichtspaltenden Organ gleichkommen;
3. die Verzweigung auf den Primordien findet oft so statt, wie sie zwar für Achsen, nicht aber für Phyllome charakteristisch ist (bauchständige Staminalanlage bei Sparmannia, Hypericum, Myrtaceen), wie auch die bei ringsum gleichmäßig erfolgender Entstehung des Androeceums beobachtete Alternanz auch innerhalb der einzelnen Primordien eingehalten wird;
4. auch die zwischen den Primordien eingeschalteten Sektoren können fertil sein:
   a) Fakultativ: Bei einem Überschuß von Baustoffen (pleiogyne Sparmanniablüten, Gossypium).
   b) Obligatorisch: 1. Mit Staminodien: Episepale Täler der Loaseen. 2. Mit fertilen Staubblättern: Myrtus, Callistemon; erst auf die Primordien beschränkt, greift die Staminalanlage im Laufe der Entwicklung auch auf die zwischen den Primordien liegenden Täler über.

   Damit erweisen sich die Primordien und die zwischen ihnen eingeschalteten Täler als einander homolog.

Wenn Verwachsungen, wie sie die bekannten Adelphien von Callothamnus, Tristania conferta und Hypericum aegyptiacum darstellen, als Zeichen von Spaltung aufgefaßt wurden, so ist demgegenüber zu betonen, daß sie nur auf Streckung der Staminalinsertionszone beruhen. Erstreckt sich diese über die ganze Androeceumszone des Blütenbodens, so werden auch sämtliche Staubblätter miteinander verwachsen sein (Mimoseen), beschränkt sich die Staminalinsertionszone nur auf einzelne Sektoren des Blütenbodens, so werden auch nur die jeweils von einem Sektor produzierten Stamina gemeinsam emporgehoben werden.

Daß sich geförderte Sektoren des Blütenbodens nicht immer durch Primordienbildung schon von vornherein als solche zeigen brauchen, erhellt aus den Verhältnissen bei Agrimonia: Der episepale Sektor ist, was aus den Fällen von Pleio- und Meiomerie und aus der Zahl der jeweils gelieferten Stamina ohne weiteres hervorgeht, gegenüber dem epipetalen entschieden gefördert, ohne daß sich diese Förderung durch Primordien ausdrückte.

Wenn es als erwiesen anzusehen ist, daß sich die Organanlage sehr oft nicht gleichmäßig über den ganzen Vegetationspunkt erstreckt, sondern auf einzelne Sektoren beschränkt ist, so ist inbetreff Ausbildung und Stellung der Sektoron folgendes zu bemerken:

1. Die Sektoren sind sämtlich gleichmäßig gefördert. Die Staminalanlage ist über den ganzen Blütenboden gleichmäßig verteilt (Cistaceen und ähnliche);
2. die Sektoren sind ungleichmäßig gefördert. Die geförderten stehen:
   a) Epiradial: Dabei können die geförderten Sektoren entweder über den Kelch oder über die Blumenblätterradien zu liegen kommen. In beiden Fällen ist eine enge Koppelung zwischen dem Perianth und den Staminalanlagen vorhanden. Dies erhellt aus den bei Pleio- und Meiomerie von Agrimonia besprochenen Verhältnissen, indem bei Ein- und Ausschaltung eines Sektors auch die für ihn charakteristischen Organe angelegt werden oder schwinden; was die epipetalen Sektoren betrifft noch besonders dadurch, daß die Petalen gemeinsam mit den Staminalgruppen aus einer ursprünglich geförderten Blütenbodenpartie hervorgehen können (Hypericum, Myrtaceen).

      Daß eine so enge Koppelung stattfinden kann, findet seine Erklärung darin, daß bereits vor Anlage der Organe in den Blüten ansehnliche Materialansammlung stattfindet (vgl. Goebel's Untersuchungen an Filago).

   b) Interradial: Daß die geförderten Sektoren nicht immer die der Kelch- und Blumenblätter sind, zeigen die Verhältnisse bei den Malvaceen und Loaseen und eingeleitet auch schon bei Tilia. Hier kann natürlich von einer Koppelung zwischen Perianth und Androeceum keine Rede sein.
3. Ausbildung der geförderten Sektoren: Sie kann entweder eine gleichmäßige sein (Hypericum, Sparmannia, Theobroma, Callistemon, Cajophora, Loasa triphylla), oder es werden einzelne noch im besonderen kräftiger als die übrigen ausgebildet.

   Dabei kann eine in tangentialer Hinsicht strenge Rhythmik herrschen: Diese ist ja von vornherein überall da vorhanden, wo überhaupt die Organbildung im wesentlichen auf einzelne geförderte Sektoren beschränkt ist; sie kann aber auch innerhalb der geförderten nochmals besonders auftreten; das ist z. B. bei den Malvaceen der Fall, wo bei vielen Arten ein interradialer Sektor jeweils gegenüber dem anderen in der Vorhand ist, was sich ausdrückt, sowohl in dem er die erste Staminalanlage und schließlich noch

eine mehr als der Nachbarsektor liefert, bis bei Malva parviflora und den experimentell reduzierten Blüten von Malva rotundifolia der analog interradiale Sektor überhaupt steril wird.

Mit einer derartig einseitswendigen Förderung der Staminalsektoren hängt dann auch die bei manchen Malvaceen beobachtete Verschiebung des Androeceums gegen das Perianth zusammen, was sich bei Dombeya aus analogen Gründen gleichfalls findet.

Indes erfolgt die Förderung der Staminalsektoren nicht immer mit der gleichen Rhythmik, sondern sie kann auch ohne alle Gesetzmäßigkeit verlaufen, so bei Blumenbachia; hier werden von zwei zwischen den episepalen Staminodien liegenden interradialen Sektoren bald der vom Blumenblatt links, bald der davon rechts stehende gefördert, was sich unmittelbar aus der Zahl der produzierten Stamina ablesen läßt.

Im Extrem wiederholt sich dann eine derartig willkürliche Plus- oder Minusausbildung der Sektoren bei Agrimonia; indem hier ein Teil der episepalen Sektoren noch die Vollzahl der Staminalglieder aufweist, sind andere bereits nahe der Mindestgrenze angelangt.

Wenn im Verlauf der hier gegebenen Darstellung die Auffassung vertreten wurde, daß die polyandrischen Blüten innerhalb der Angiospermenreihe den ursprünglicheren Blütentypus repräsentieren, so erübrigt es, noch festzustellen, inwieweit die Stellung der polyandrischen Blüten im ganzen System der Angiospermen diese Ansicht rechfertigt.

Es ist ein Hauptangriffspunkt für diejenigen, welche die polyandrischen Formen als durch Dédoublement entstanden betrachten, immer der Umstand, daß die im allgemeinen ursprünglichsten Angiospermentypen: Die Choripetalen, und hier wieder ihre ersten Gruppen: die Verticillaten, Quercifloren, Juglandifloren, Salicifloren und Urticifloren meist sehr einfache Blütenverhältnisse zeigen. Demgegenüber ist jedoch darauf hinzuweisen, daß auch hiervon eine ziemliche Anzahl von Gattungen (Juglans, Fagus, Castanea, Quercus, Populus) polyandrische Blüten aufweisen. Wenn dem ungeachtet dennoch die Mehrzahl der Vertreter sehr reduziert ausgestattete Blüten besitzen, so mag Korrelation zwischen der Vielzahl der an den Sprossen geringer Ausdehnung produzierten Blüten und der einzelnen Ausbildung der letzteren immerhin als einer der gestaltenden Faktoren mit in Betracht kommen.

Was aber um so mehr zugunsten unserer Auffassung spricht, ist, daß viele Familien mit polyandrischen Blüten von allen Systematikern um die Polycarpicae gruppiert werden. Dies gilt im besonderen von den Papaveraceen und den übrigen Rhoeadales, während Cistaceen, Hypericaceen und mit ihnen die Columniferen sich weiter anschließen, wobei freilich auch wieder am Ende der Dialypetalenreihe bei epigynen Formen wie Loasaceen, Myrtifloren und Rosifloren noch einmal hochpolyandrische Blütentypen sich finden. Dieser letztere Umstand kann indes nicht als direkter Gegenbeweis benützt werden, da innerhalb des gesamten Organismenreiches sehr oft bei allgemeinem Fortschritt der Organisation dennoch im einzelnen ursprünglichere Charaktere sich erhalten können.

Daß schließlich bei denjenigen Formen, die wir jetzt noch unter dem gemeinsamen Namen der Sympetalen zusammenfassen und die nach einstimmigem Urteil in ihren einzelnen Gruppen als die Endglieder der einzelnen Choripetalengruppen angesprochen werden, nirgends mehr polyandrische Formen anzutreffen sind und daß sie gleichfalls bei den phylogenetisch jungen Monokotylen nur noch vereinzelt (Vellosieen, Butomeen) auftreten, spricht deutlich wieder für die Ursprünglichkeit der Polyandrie.

Endlich sei auf die bei den untersuchten Familien aufgestellten, zum Teil lückenlosen Reihen hingewiesen. Daß es sich dabei um Reduktionsreihen handelt, findet einesteils seine Bestätigung darin, daß bei einigen Familien mit der Rückbildung der Polyandrie auch die anderer Blütenkreise oder der gesamten Blüte Hand in Hand geht, daß anderenteils bei anderen Familien die vergleichend morphologisch aufgestellten Reihen auch experimentell in völlig deckender Weise innerhalb der Reduktions- und Amplifikationsstufen einer Art gewonnen wurden.

Zum Schlusse ist es mir eine ernste Pflicht, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimen Rat von Goebel, für sein stetes der Arbeit bewiesenes Interesse auch an dieser Stelle aufrichtig zu danken.

Literaturverzeichnis.

Baillon, H. E., Histoire des Plantes. 1887 ff.
Ders., Études organogéniques sur quelques genres des Buttneriacées. Adansonia II.
Bocquillon, Mémoire sur le groupe des Tiliacées. Adansonia VII.

Celakovky, L., Über ideale und kongenitale Vorgänge der Phytomorphologie. Flora 1884.

Ders., Das Reduktionsgesetz der Blüten, das Dédoublement und die Obdiplostemonie. Sitzungsber. d. k. k. böhm. Ges. d. Wiss. 1894.

Ders., Über den phylogenetischen Entwicklungsgang der Blüten. Sitzungsber. d. k. k. böhm. Ges. d. Wiss. 1896/1900.

Crüger, H., Abriß der Entwicklungsgeschichte der Blüte von Couroupita guianensis. Linnaea 1848.

Dickson, A., On diplostemonous Flowers. Transact. bot. Soc. Edinburgh, Vol. VIII, 1864.

Ders., On the morphological Constitution of the Androeceum of Mentzelia, and its Analogy with that of certain Rosaceae. Transact. bot. Soc. Edinbourgh, Vol. VIII, 1865.

Duchartre, Sur l'organogenie de la fleur des Malvacées, 1844/45.

Eichler, A. W., Blütendiagramme, 1875/78.

Engler-Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien: Schumann, K., Tiliaceae, Malvaceae, Bombaceae, Sterculiaceae; Keller, R., Hypericum; Reiche, K., Cistaceae; Niedenzu, F., Myrtaceae, Puniaceae, Lecythidaceae; Prantl, K. und Kündig, J., Papaveraceae; Focke, W. O., Rosaceae; Taubert, P., Leguminosae; Gilg, E., Loasaceae.

Frank, A. H., Über die Entwicklung einiger Blüten usw. Pringsheim's Jahrbücher f. wiss. Bot. 1875.

Goebel, K. v., Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane, 1883.

Ders., Organographie, Bd. I, 2. Aufl., 1913; Bd. II, 1. Aufl., 1900.

Ders., Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Blattes, III. Bot. Ztg. 1882.

Ders., Über gefüllte Blüten. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. 1886.

Ders., Über gepaarte Blattanlagen. Flora 1911.

Hofmeister, W., Allgemeine Morphologie 1868.

Lotsy, J. P., Vorträge über botanische Stammesgeschichte, Bd. III, 1911.

Masters, On some points in the morphology of the Malvales. Journ. Linn. Soc. London, Vol. X, 1868.

Molly, E., Untersuchungen über die Blütenentwicklung der Hypericineen und Loasaceen mit besonderer Berücksichtigung der verzweigten Staubgefäße, 1875.

Murbeck, W., Untersuchungen über den Blütenbau der Papaveraceen, 1912.

Ders., Über die Baumechanik bei Änderungen im Zahlenverhältnis der Blüte, 1914.

Payer, J., Organogenie de la fleur, 1857.

Pax, F., Allgemeine Morphologie, 1890.

Pfeffer, Blütenentwicklung der Primulaceen und Ampelideen. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. VIII.

Racine, R., Zur Kenntnis der Blütenentwicklung und des Gefäßbündelverlaufes der Loasaceen. Diss. Rostock 1889.

Rohrbach, P., Entwicklungsgeschichte von Acacia oxycedrus. Bot. Ztg. 1870.

van Tieghem, Recherches sur la structure du pistil et sur l'anatomie comparée de la fleur.

Schröter, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Malvaceenandroeceums. Jahrb. d. Berliner bot. Gartens II.

Warming-Moebius, Handbuch der systematischen Botanik, 3. Aufl., 1911.

Wettstein, R., Handbuch der systematischen Botanik, 2. Aufl., 1911.

Figurenerklärungen zu Tafel I—XI.

Tafel I.

Cistaceae.

Fig. 1. Cistus polymorphus.
Fig. 2. Helianthemum polifolium.
Fig. 3. Helianthemum polifolium.
Fig. 4. Helianthemum polifolium.
Fig. 5. Helianthemum ledifolium.
Fig. 6. Helianthemum salicifolium.
Fig. 7. Helianthemum salicifolium.
Fig. 8. Lechea Drummondii.
Fig. 9. Lechea Drummondii.

Tafel II.

Hypericaceae.

Fig. 1. Brathys prolifica.
Fig. 2. Brathys Drummondii.
Fig. 3. Brathys Drummondii.
Fig. 4. Brathys prolifica.
Fig. 5. Hypericum calycinum.
Fig. 6. Hypericum perforatum.
Fig. 7. Hypericum Elodes.
Fig. 8. Hypericum aegyptiacum.
Fig. 9. Hypericum aegyptiacum.

Tafel III.

Tiliaceae.

Fig. 1. Corchorus torquipes.
Fig. 2. Corchorus torquipes.
Fig. 3. Corchorus capsularis.
Fig. 4. Sparmannia africana.
Fig. 5. Sparmannia africana.
Fig. 6. Tilia spectabilis.
Fig. 7. Tilia ulmifolia.
Fig. 8. Zwischenform zwischen Corchorus und Tilia.

Tafel IV.

Malvaceae.

Fig. 1. Gossypium herbaceum.
Fig. 2. Gossypium herbaceum.
Fig. 3. Goethea strictiflora.
Fig. 4. Malva silvestris.
Fig. 5. Malva parviflora.
Fig. 6. Malva parviflora.
Fig. 7. Gefäßbündelverlauf der Malvaceen (schematisch).
Fig. 8. Antheren von Malva parviflora.

Tafel V.

Sterculiaceae und Bombaceae.

Fig. 1. Büttneria scabra.
Fig. 2. Theobroma Cacao.
Fig. 3. Dombeya (Astrapaea) Wallichii.
Fig. 4. Dombeya (Astrapaea) Wallichii.
Fig. 5. Bombax malabarica.

Tafel VI.

Loasaceae.

Fig. 1. Loasa triphylla.
Fig. 2. Loasa triphylla.
Fig. 3. Cajophora lateritia.
Fig. 4. Blumenbachia Hieronymi.
Fig. 5. Blumenbachia Hieronymi.

Tafel VII.

Loasaceae.

Fig. 6. Loasa triphylla.
Fig. 7. Blumenbachia Hieronymi.
Fig. 8. Blumenbachia Hieronymi.

Tafel VIII.

Myrtaceae.

Fig. 1. Callistemon salignus.
Fig. 2. Callistemon salignus.
Fig. 3. Callistemon salignus.
Fig. 4. Myrtus communis.
Fig. 5. Melaleuca micromera.
Fig. 6. Melaleuca micromera.

Tafel IX[1]).

Lecythidaceae: Couroupita guianensis.

Fig. 1—3 präparierte Vegetationspunkte von Blüten. Fig. 4 und 5 Längsschnitte.

Tafel X.

Rosaceae.

Fig. 1. Agrimonia odorata.
Fig. 2. Agrimonia leucantha.
Fig. 3. Agrimonia Eupatoria.
Fig. 4. Agrimonia Eupatoria Hungerform.
Fig. 5—8. Agrimonia leucantha.
Fig. 9. Agrimonia Eupatoria Pleiomerie.
Fig. 10—12. Agrimonia Eupatoria Meiomerie.
Fig. 13. Agrimonia Eupatoria Pleio- und Meiomerie.

Tafel XI.

Mimosaceae.

Fig. 1. Albizzia lophantha.
Fig. 2. Calliandra tetragona.
Fig. 3. Calliandra tetragona.
Fig. 4. Acacia paradoxa.
Fig. 5. Mimosa pudica.

Legende:

S = Sepalum. *P* = Petalum. *st* = Stamen. *s* = Staminodium.
x (Tafel I Fig. 6) = Stelle von Sep. 1 und 2.

---

1) C. Hoerger, mikrophot.

Hirmer. *Verlag von Gustav Fischer in Jena.*

Hirmer.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Hirmer. *Verlag von Gustav Fischer in Jena.*

1 2 4
p
3 5 6
7
a
c 8
b

Hirmer.

1

2

3

4

5

Hirmer. *Verlag von Gustav Fischer in Jena.*

6

7

8

1

3

2

4

5

6

4

5

1

2 3

1 2 3 4

5 6 7 8

9 10 11 12

13

Hirmer. *Verlag von Gustav Fischer in Jena.*

Eingegangene Literatur.

1) H. Amhaus, Biologie der Sukkulenten. Verlag von J. Neumann, Neudamm. Preis: M. 1,60.
2) E. Becher, Die fremddienliche Zweckmäßigkeit der Pflanzengallen und die Hypothese eines überindividuellen Seelischen. Verlag von Veit & Co., Leipzig. Preis: M. 5,—.
3) W. Brinkmann, Beiträge zur Kenntnis der westfälischen Pilze. I. Die Telephoreen (Telphoraceae) Westfalens. Mit 2 Tafeln und 14 Abbildungen im Text. Münster 1916. In Kommission bei Th. O. Weigel, Leipzig. Preis: M. 2,50.
4) H. Günther, Das Mikroskop und seine Nebenapparate. (Handbuch der mikroskopischen Technik, I. Bd.) Geschäftsstelle des Mikrokosmus, Franck-sche Verlagshandlung, Stuttgart. Preis: geh. M. 2,25, geb. M. 3,—.
5) J. C. Kapteyn, Skew frequency curves in biology and statistics. Published by the Astronomical laboratory at Groningen. Hoitsems Brothers (!), Groningen 1916.
6) E. Kelhofer, Einige Ratschläge für Anfänger in pflanzengeographischen Arbeiten. Verlag von Kascher & Co., Zürich. Preis: M. 1,—.
7) Lindau, Kryptogamenfloren für Anfänger, Bd. IV 3. Die Algen, 3. Abt. Die Meeresalgen von Prof. Dr. R. Pilger. Mit 183 Abbildungen im Text. Verlag von Jul. Springer, Berlin. Preis: M. 5,60. Dasselbe, 1. Band, Die höheren Pilze. Zweite Auflage. Verlag von Jul. Springer, Berlin 1917. Preis: geb. M. 8,60.
8) A. Voigt, Lehrbuch der Pflanzenkunde, Teil IV (Schlußband). Hannover u. Leipzig, Herps'sche Buchhandlung. Preis: M. 4,50.
9) C. Zimmer, Anleitung zur Beobachtung der Vogelwelt mit zahlreichen Abbildungen und 8 Tafeln. (Wissenschaft und Bildung, 86.) Verlag von Quelle & Meyer, Leipzig. Preis: geb. M. 1,25.

Druck von Ant. Kämpfe in Jena.

Über Vorblattbildung bei Monokotylen.

Von **Elisabeth Rüter.**

(Mit 198 Abbildungen im Text.)

Einleitung.

Die Seitenzweige der Monokotylen, die vegetativen sowohl wie die der Infloreszenzen, beginnen in der Regel mit einem Blatte zum Unterschiede von den Dikotylen, die einen doppelten Zweiganfang besitzen. Dieses erste Blatt, das sogenannte Vorblatt, ist gewöhnlich ein trockenhäutiges, kleinbleibendes Niederblatt. Doch kommen Übergänge zu Laubblättern uud voll entwickelte Laubblätter vor. Abgesehen von seiner niedrigeren Ausbildungsstufe unterscheidet sich das Vorblatt von den folgenden Blättern meistens durch seine Stellung zur Hauptachse und seine eigentümliche Gestalt. Es wird als adossiert-zweikielig bezeichnet, adossiert, weil es mit seiner Rückenfläche der Abstammungsachse anliegt, zweikielig, weil es jederseits in einen Kiel ausläuft. Die adaxiale Mitte ist in fertigem Zustande konkav eingebuchtet, genau samt den Kielen der Abstammungsachse angepaßt, ohne Mittelnerv, mit nur schwachen Gefäßbündeln versehen oder gefäßbündelfrei.

Von jeher ist bei Betrachtung dieser Verhältnisse die Frage aufgetaucht: wie ist die eigentümliche zweikielige Gestalt des Monokotylenvorblattes zu erklären? Einerseits wird angenommen, daß der Druck der Abstammungsachse gegen die junge Knospe in den meisten Fällen die Einbuchtung des Vorblattes veranlaßt und die Ausbildung der Mittelrippe verhindert habe. Diese Meinung wird vor allem von den älteren Morphologen vertreten, so von Röper (1834), der eine Reihe anderer Autoren der gleichen Auffassung anführt, wie Kunth, Endlicher, Link, Gay, die Bravais, ferner sind hier Eichler (1875) und Pax (1890) zu nennen. — Eine andere Frklärung sieht Druck- und Raumverhältnisse nicht als die Hauptfaktoren bei der Gestaltung eines Organs an. Bei dem zweikieligen Monokotylenvorblatt handele es sich meistens um zwei ursprünglich gesonderte Blattanlagen in Übereinstimmung mit den zwei Vorblättern der Dikotylen, die gelegentlich auch bei Monokotylen in der Zweizahl auftreten. Die Kiele mit ihren meist kräftigen Gefäßbündeln entsprächen der Mitte der beiden

seitlichen Blattanlagen, die unvollkommen ausgebildete, der Achse zugewandte Mittelpartie der Verwachsungszone der hinteren Ränder. Vergegenwärtigt man sich die Anlage eines typischen Monokotylenlaubblattes, z. B. das einer Graminee, das zunächst als halbkreisförmiger Wulst angelegt wird, der sich später zum Ringwall schließt, so ist eine derartige Verwachsung der beiden, annähernd auf gleicher Höhe anzunehmenden Vorblattanlagen sehr wohl denkbar. Diese zweite Auffassung findet sich ebenfalls in der älteren und neueren Literatur vertreten, so, wie Röper (1834) angibt, bei Turpin, Schleiden, zum Teil bei Robert Brown, bei Döll (1843), ferner bei Dutailly (1879), van Tieghem (1897), und Goebel (1888—1895—1898—1901).

So läuft die Frage nach der Entstehung der eigentümlichen Gestalt des Vorblattes letzten Endes auf die Frage hinaus: Ist das Vorblatt als ein einziges Blatt aufzufassen, oder ist es ein durch Verwachsung entstandenes Doppelorgan?

Einer tieferen Bedeutung kommt dieser Frage zu, insofern, als das Vorblatt oft mit dem Kotyledo verglichen worden ist. Auch bei diesem ist die Frage, ob hier ein einheitliches Organ oder ein den beiden Kotyledonen der Dikotylen homologes Verwachsungsprodukt vorliegt, verschiedentlich erörtert und zu phylogenetischen Hypothesen über den Ursprung der Monokotylen herangezogen worden (Sargent 1903).

Einer Reihe von Kriterien zur Entscheidung der Frage nach der Ein- oder Zweiwertigkeit des Vorblattes sind aufgestellt worden.

Zunächst läßt sich aus der Gestalt des Vorblattes selber entnehmen, ob ein Verwachsungsprodukt vorliegt oder nicht. Meistens macht es allerdings mit seiner einheitlichen Endigung durchaus den Eindruck eines einzigen Blattes. Dann kommen aber alle Übergänge vor von geringer Einbuchtung bis zu fast völliger Spaltung, so daß kaum ein Unterschied gegenüber gänzlicher Trennung der beiden Vorblatthälften besteht. Wenn selbst in diesem äußersten Falle an der Einheit des Organs festgehalten und die Tatsache der vollständigen Trennung der beiden Vorblattanlagen als „kongenitales Dédoublement“ bezeichnet wird, so ist nicht viel damit erklärt. Auf Zerreißung beruhende Zweiteilung des Vorblattes scheidet natürlich aus.

Ferner kann die Anreihung der folgenden Blätter darüber aussagen, ob das Vorblatt in bezug auf die Blattfolge als ein- oder als zweiwertig gerechnet wird. Bei der für die große Mehrzahl der Monokotylen in Betracht kommenden $^1/_2$-Stellung kann es sich dabei einerseits um in die Mediane des Sprosses fallende Distichie, anderer-

seits um transversale handeln. Im ersten Falle würde das Vorblatt als ein Blatt rechnen, im zweiten Falle als zwei. Bei Anschluß eines zweigliederigen Quirls sollte bei einem Vorblatte Querstellung des ersten Quirls zur Hauptachse erwartet werden, bei zwei Vorblättern mediane Stellung entsprechend den bei Blüten geltenden Regeln. Zwischenstellungen bei Alternation zwischen 90° und 180° sowie höhere Divergenzen sagen über die Wertigkeit des Vorblattes nichts aus.

Von Bedeutung ist ferner Stellung und Zahl der Achselprodukte des Vorblattes. Entspricht das Vorblatt einem Blatte, so müßte der Achselsproß in seine Mediane fallen. Sind zwei Vorblätter anzunehmen, sollte man den Achselsproß vor einem der Kiele als der Mitte einer der beiden seitlichen Blattanlagen erwarten. Es würden in diesem Falle ein fertiles und ein steriles Vorblatt vorhanden sein. Sind beide Vorblatthälften fertil, ist der deutlichste Beweis für die Zweiwertigkeit gegeben.

Einen weiteren Anhaltspunkt zur Entscheidung der Wertigkeit liefert die Entwicklungsgeschichte, häufig nur in schnell vorübergehenden Stadien.

Von Wichtigkeit ist ferner der Vergleich der Vorblattverhältnisse nahe verwandter Pflanzen, daneben der Vergleich der Vorblätter an einer und derselben Pflanze. Diejenigen der vegetativen Zweige der Infloreszenzen und Einzelblüten sind häufig an Zahl, Stellung und Ausbildung verschieden voneinander. Dabei müssen die Verhältnisse an der Infloreszenz als die ursprünglicheren, weniger angepaßten angesehen werden.

Alle diese Kriterien sind bei der speziellen Untersuchung, die den ersten Teil der Arbeit ausfüllt, berücksichtigt worden.

Der zweite Teil gibt eine Zusammenfassung der Resultate des speziellen Teiles, einmal in bezug auf die Hauptfrage nach der Wertigkeit, ferner in bezug auf die morphologische Gestaltung des Vorblattes und seine biologische Funktion.

In ihrer am häufigsten vorkommenden Gestalt als Niederblätter stellen die Vorblätter nach Goebel (1880) Hemmungsbildungen dar, metamorphosierte Laubblattanlagen wie die Knospenschuppen. Es liegt die Frage nahe, ob es möglich ist, sie in Laubblätter überzuführen, wie es Goebel (1880) für die Knospenschuppen dikotyler Pflanzen gelungen ist. Einige wenige Versuche zur Entscheidung dieser Frage sollen zum Schlusse erwähnt werden.

I.

Der spezielle Teil gibt einen Überblick über die Vorblattbildung in den Hauptfamilien der Monokotylen. — Es sind im allgemeinen so-

wohl die vegetativen wie die Infloreszenzzweige berücksichtigt worden. Doch geschah dies durchgehends nicht bei der großen Familie der Gräser, da die Palea superior schon vielfach eingehende Untersuchungen erfahren hat. Nur die Infloreszenzvorblätter der einjährigen Gräser Zea und Coix wurden eingehender besprochen.

Helobiae.

Alismaceae.

Limnocharis — Butomus.

Bei den Butomaceen finden sich an den axillären gestielten Infloreszenzen keine eigentlichen Vorblätter, sondern Hochblätter in spiraliger Anordnung, die Einzelblüten bei Limnocharis, Schraubeln bei Butomus in ihrer Achsel tragen. Die am tiefsten stehenden hüllen die junge Infloreszenz ganz ein. Innerhalb der Schraubeln von Butomus findet sich ein seitliches Vorblatt, wie auch Eichler (1875) angibt.

Sagittaria natans (Fig. 1, 2. 3).

Der vegetative Fortsetzungssproß in der Achsel des letzten Laubblattes beginnt mit einem adossierten, nur schwach gekielten Vorblatte. Es ist ein chlorophyllarmes Niederblatt ($^1/_2$ cm) mit reduzierten unverholzten Gefäßbündeln auf den Seiten. Die Mitte ist gefäßbündellos. Es endigt mit einfacher Spitze. In jüngsten Stadien tritt es als gleichförmiger Ringwall auf, aus dem der Vegetationsscheitel frühzeitig hervorragt. Als Schutzorgan kommt es bei der an sich geschützten Lage der Knospe weniger in Betracht. Die folgenden Blätter stehen zum Vorblatt und untereinander in Divergenzen, die kleiner sind als $^1/_2$. — Die Infloresenzenzen von Sagittaria sind vorblattlos. Doch sei zum Vergleich Alisma plan-

Fig. 1—3. Sagittaria natans. 1 Querschnitt durch den ganzen Sproß. *V* Vorblatt (dieselbe Bezeichnung auf allen folgenden Abbildungen), *L* Laubblatt, *J* Infloreszenz (terminal). 2 Querschnitt durch den Fortsetzungssproß. 3 Jüngerer Fortsetzungssproß mit Vorblattanlage.

tago herangezogen. An der gestielten axillären Infloreszenz, die hier wie bei Sagittaria von drei miteinander verwachsenen Hochblättern eingehüllt wird, beginnen die Seiteninfloreszenzen in deren Achsel mit adossiertem, deutlich zweizipfeligem Vorblatte. Die stärker entwickelte, weiter umgreifende Seite trägt eine Blüte als Achselprodukt. Eichler (1875) gibt zwei seitliche Vorblätter an, die an dem Primanzweig miteinander verschmolzen seien, und auch Buchenau (1903) sieht das adossierte Grundvorblatt der Seiteninfloreszenz als Verwachsungsprodukt an.

Juncaginaceae. Triglochin (Fig. 4, 5, 6, 7).

Bei Triglochin maritima und palustre beginnt der gleichfalls in der Achsel des obersten Laubblattes auftretende Fortsetzungssproß mit einem voll entwickelten Laubblatte, das sich in keiner Weise von den übrigen unterscheidet. Raunkier bezeichnet den Fortsetzungssproß als vorblattlos, da er das Laubblatt nicht als eigentliches Vorblatt ansieht. Auf jungen Stadien fand ich die Scheide des Laubblattes stark entwickelt und als schützende Hülle die junge Knospe umgeben. Das folgende, oft einzige Laubblatt innerhalb des Fortsetzungssprosses alterniert mit dem Vorblatt. Bei weiterer Verzweigung aber fand ich es mitsamt dem ganzen jungen Sproßsystem seitlich verschoben. Es kommt hier schon der später schaufelförmige Wuchs des Triglochinrasens zum Ausdruck. — An den zu Ausläufern werdenden Knospen tieferer Blattachseln finden sich adossierte, zweikielige Nederblattvorblätter. Ihre Endigung ist in jüngsten Stadien einheitlich. Die Stellung der folgenden Blätter liegt zwischen 180° und 90°. — Die Infloreszenzen von Triglochin sind vorblattlos.

Fig. 4—7. Triglochin maritimum. 4 Querschnitt durch den ganzen Sproß mit Fortsetzunzssproß in der Achsel von *L*, *LV* Laubblattvorblatt, *J* terminale Infloreszenz. 5 Junger Fortsetzungssproß, eingehüllt vom Laubblatt-Vorblatt. 6 Ausläuferknospe mit Niederblatt-Vorblatt *N-V*. 7 Tr. palustre, jüngere Ausläuferknospe.

Potamogetonaceae.

Potamogeton (Fig. 8—11).

Hier findet sich ein kleines schuppenförmiges, ungekieltes Vorblatt. Es folgen Niederblätter in unbestimmter Anzahl in ½ Divergenz. Bei P. lucens fand ich das Vorblatt von jüngsten Stadien an einheitlich endigend. Bei P. natans und alpinus ist im ausgewachsenen Zustande geringe Zweizipfeligkeit vorhanden. Ein ganz junger Achselsproß von P. alpinus zeigte die beiden Vorblattanlagen gesondert. Adaxial begannen sie eben erst sich entgegenzuwachsen. Bei Zannichellia palustris fand ich dieselben Verhältnisse wie bei Potamogeton in Übereinstimmung mit Raunkiaers Angabe. Dort findet sich eben-

Fig. 8—11. **8** Potamogeton lucens. **Querschnitt durch die junge Achselknospe.** *N* Niederblatt, *L* Laubblatt. **9** P. lucens, junge Knospe: *a* adaxial, *b* abaxial. **10** P. alpinus, junge Knospe (adaxial) mit Vorblattanlagen. **11** dasselbe, Vorblattendigung.

falls ein adossiertes, ungekieltes Vorblatt, ein kleines zarthäutiges Niederblatt mit abgestumpftem Rande, mit dem das folgende alterniert. So beschreibt es auch Irmisch (1851), fügt aber hinzu: an der Basis des Zweiges unterhalb dieses Scheidenblattes links und rechts nach der Abstammungsachse zu zwei schmale, pfriemenförmige Spitzen wahrgenommen zu haben, die er für Reste eines verkümmerten Vorblattes hält. Diese fand ich nicht.

Ruppia (Fig. 12—13).

Ich untersuchte Knospen in der Achsel der sogenannten Folia floralia, die sich unterhalb der Infloreszenz befinden und als Spatha

diese im jüngeren Zustande einhüllen. Die tief in die Scheide dieser Blätter eingesenkten Sprosse beginnen mit einem schuppenförmigen, nur zwei Zellagen breiten, winzigen adossierten Vorblatte ohne jegliche Gefäße. Schon in jüngsten Stadien bleibt es in der Ausbildung hinter den mit ihm alternierenden, oft einzigen Laubblatte zurück. In älteren Stadien fand ich das Laubblatt mitsamt dem ganzen Achselsproß verschoben.

Fig. 12—13. Ruppia. **12** Querschnitt durch den ganzen Sproß. *I*, *II* aufeinanderfolgende Achsen. **13** Junge Knospe in der Achsel eines Folium florale. *L* erstes Laubblatt.

Najadaceae.

Najas microdon (Fig. 14—15).

Den schief dekussierten Blattpaaren höherer Internodien entspricht das Vorblattpaar an der Basis des Zweiges. Es besteht aus einem schuppenförmigen ersten Niederblatte und einem voll entwickelten Laubblatte. Das

Fig. 14—15. Najas microdon. **14** tieferer Querschnitt durch den ganzen Sproß. *LV* Laubblatt-Vorblatt, *SV* Schuppenvorblatt, *Sq* Sqamula intravaginalis. **15** dasselbe höher, *Fl* Blüte.

Schuppenblatt trägt wie das erste Blatt aller folgenden Blattpaare einen Achselsproß, der mit einem Schuppen- und einem Laubblattvorblatt beginnt. Das Laubblatt umhüllt mit seiner Scheide die Fortsetzung des Sprosses, zu dem es gehört. Die Verhältnisse an höheren Internodien, bei denen sich außer dem Hauptsprosse eine vorblattlose Blüte befindet, haben dazu geführt, die Blüte als terminal anzusehen, die Fortsetzung des Hauptsprosses aber als vegetativen Achselsproß des Laubblattvorblattes, wie es von Irmisch (1865) geschehen ist. Dem widerspricht Magnus (1870), indem er die Verhältnisse, wie sie an der Zweigbasis ganz deutlich zu erkennen sind, auf die höheren Internodien überträgt und die Blüte dem Schuppenblatt mitsamt seinem Achselprodukte gleichsetzt.

Hydrocharitaceae.

Hydrocharis.

Ich untersuchte eine einzeln in der Achsel eines Niederblattes stehende Ausläuferknospe. Diese beginnt oberhalb eines ziemlich hohen Internodiums mit zwei seitlichen Niederblättern, deren erstes die Knospe ringsum einhüllt und sich von dem zweiten durch etwas derbere Beschaffenheit auszeichnet. Das zweite Niederblatt ist immer fertil, indem es einen zum Ausläufer werdenden Sproß in seiner Achsel trägt. In keinem Falle fand ich bei diesen gestielten Einzelknospen ein drittes basilläres Niederblatt, wie es Rohrbach (1871) angibt. Die von Rohrbach zitierte Bemerkung Irmisch's (1865): „Auch bei H. kommen basilläre Niederblätter vor“, bezieht sich meiner Meinung nach auf die von Irmisch beschriebenen, nicht gestielten Seitenknospen, wie sie sich zu beiden Seiten eines auf langem Internodium emporgehobenen Mittelsprosses in der Achsel der Laubblätter befinden. — Die ersten Niederblätter aller vegetativen Hauptknospen aufeinander folgender Blattachseln liegen nach derselben Seite hin, meist im Sinne der Blattspirale nach vorwärts. — Die basillären Knospen haben beiderseits ihre ersten Blätter dem Mittelsproß zugewandt. — Die gestielten männlichen Infloreszenzen beginnen mit zwei seitlichen Hüllblättern, die gestielten weiblichen mit einem seitlichen.

Limnobium (Fig. 16).

Hier finden sich ganz dieselben Verhältnisse wie bei Hydrocharis. Ich fand hier auch nur zwei Niederblätter an den gestielten Knospen.

Stratiotes (Fig. 17—20).

Die vegetativen Knospen beginnen mit einem seitlichen, gekielten, häutigen, sehr klein bleibenden Vorblatte. Das zweite, mit ihm alternierende Blatt ist als Laubblatt ausgebildet, die übrigen Blätter folgen in $^2/_5$ Divergenz. Nur auf ganz jungen Stadien überwölbt das Vorblatt die junge Knospe kapuzenartig und trägt Schleim absondernde, lange Haare an seiner Spitze. Die kurzgestielten weiblichen Blüten, an deren Basis sich in der Regel ein vegetativer Beisproß befindet, beginnen mit zwei seitlichen Spathablättern, die größer und reichlicher mit Gefäßbündeln versehen sind als das vegetative Vorblatt.

Fig. **16**. Limnobium Boscii. Querschnitt durch eine Ausläuferknospe in der Achsel des 2. Niederblattes. *N* Niederblatt, *L* Laubblatt.

Fig. 17—20. Stratiotes Aloides. **17** Querschnitt durch einen Blütensproß. **18** vegetativer Sproß. **19** Infloreszenzknospe mit vegetativer Beiknospe *K*, *Sp* Infloreszenzspatha. **20** dasselbe, jüngeres Stadium, *Sq* Squamula.

Vallisneria (Fig. 21—24).

Es wurde eine Ausläuferknospe untersucht. Oberhalb des Internodinms befinden sich zwei Niederblattpaare, von denen das erste median, das zweite transversal zur Hauptachse steht. Auffallend ist die Stellung des ersten Niederblattes zu dem Tragblatt der Knospe. Es ist diesem superponiert. Um eine Erklärung hierfür zu finden, wurden

jüngere Ausläuferknospen untersucht, wie sie sich regelmäßig in der Achsel des dritten Niederblattes finden. Die Knospenschar in der Achsel jedes dritten der aufeinanderfolgenden Laubblätter schien weniger hierfür geeignet. Ich beobachtete eine solche Ausläuferknospe auf einem Stadium, auf dem die ersten vier Niederblätter angelegt waren. Das vierte trat eben als Höcker hervor. Das Achselprodukt des dritten Niederblattes, die spätere Ausläuferknospe, war schon ebenso groß wie der Hauptvegetationsscheitel. Dieser befand sich in seitlicher überhängender Lage, nur durch eine seichte Einsenkung von der Ausläuferknospe getrennt. An dieser waren noch keinerlei Blattgebilde sichtbar. Auch auf etwas späteren Stadien nicht, als bereits die Anlage des ersten Laubblattes am Hauptvegetationsscheitel auftrat, auf der Grenze

Fig. 21—24. Vallisneria spiralis. **21** Querschnitt durch eine Ausläuferknospe in der Achsel des dritten Niederblattes. *N* Niederblatt. **22** Junge Ausläuferknospe. *A* Achselsproß des dritten Niederblattes. *S* Haupt-Vegetationsscheitel. **23** dasselbe, etwas älteres Stadium. *L* erste Laubblattanlage. **24** Infloreszenzen *J*, vegetative Knospe *K*.

zwischen diesem und dem Fortsetzungssproß. Bei dem engen Zusammenhang zwischen den beiden Sproßscheiteln ist es wohl denkbar, daß die Anlage des ersten Laubblattes physiologisch sowohl zu dem einen wie zu dem anderen gerechnet wird und somit in bezug auf den Achselsproß den Ort einnimmt, der sonst an diesem dem ersten adossierten Blatte zukommt. Rohrbach (1871) meint zwei seitliche Vorblätter ergänzen zu müssen, um diese auffallende Blattstellung erklären zu können. Die Anordnung aber, die er einer Knospenschar, wie sie in den Laubblattachseln auftritt, gibt, wird von Kubin, gleichfalls auf entwicklungsgeschichtlichem Wege, widerlegt. Kubin's Erklärung aber, daß die Ausbildung der Knospen in gekrümmtem Raum vor sich gegangen sei und darauf die mediane Distichie der ersten

Blätter zurückgeführt werden müsse, trägt zur Deutung der auffallenden Stellung des ersten Blattes nichts bei.

Elodea (Fig. 25—30).

Bei E. canadensis beginnen die Seitensprosse mit zwei, die junge Knospe vollständig einhüllenden, seitlichen Niederblättern. Das folgende

Fig. 25—30. Elodea. **25** E. canadensis, Querschnitt durch die Knospe. *L* Laubblatt. **26** E. crispa, dasselbe. **27** E. crispa, Endigung des verwachsenen Vorblattes. **28** E. crispa, junge Knospe mit tief gespaltenem Vorblatte. **29** E. densa, Querschnitt durch den ganzen Sproß. **30** E. densa, Infloreszenz mit geschlossener Scheide.

Blattpaar steht schief dekussiert zu diesen. Das zweite Niederblatt des ersten Paares trägt einen Achselsproß, der wiederum mit zwei seitlich zu seiner Hauptachse stehenden Niederblättern beginnt. — Horn (1872) beobachtete am Grunde des geschlossenen, zweizähnigen Infloreszenzvorblattes von E. canadensis links und rechts von den beiden, den Zähnen entsprechenden Fibrovasalsträngen je zwei stipulae interfoliaceae, Intravaginalschuppen die bisweilen miteinander verschmolzen waren. Wenn er auch die erste Anlage der Blütenscheide als ringförmigen Wulst von überall gleicher Höhe ausgebildet fand, zweifelt er nicht an der Doppelwertigkeit dieses Blattgebildes.

Ein analoges Verwachsungsprodukt stellt das adossierte, zweikielige Vorblatt von E. crispa dar. Es ist ringsum geschlossen. Je ein Leitzellenstrang liegt auf jedem Kiel. Die Spitze ist deutlich zweizipfelig. In jungen Stadien sind zwei fast völlig getrennte, seitliche Blätter zu sehen. Die Stellung der folgenden Blattpaare zu den beiden Vorblattanlagen, wie sie hier angenommen werden müssen, ist ganz die gleiche, schief dekussierte wie bei E. canadensis. Das Achselprodukt steht auch hier seitlich vor einem der Vorblattkiele, der aber im übrigen nicht von dem anderen unterschieden ist.

Bei E. densa sind an der vegetativen und Infloreszenzknospe ganz die gleichen Verhältnisse wie bei E. canadensis.

Fig. 31—33. Hydrilla verticillata. 31 tiefer Querschnitt durch eine Achselknospe. 32 Querschnitt durch eine Winterknospe. 33 junge Knospe, *a* ad-. *b* abaxial, *A* Achselsproß des Vorblattes, *L* Anlage des ersten Laubblattes.

Hydrilla (Fig. 31—33).

Ich kann hier der Eichler'schen (1875), sowie der von Caspary (1858) gegebenen Beschreibung eines adossierten, einnervigen Vorblattes nicht beipflichten. Ich fand ein seitlich stehendes, was sehr deutlich auf jüngsten Stadien zu sehen war, auf dem sich das Vorblatt schon ziemlich weit entwickelt fand und einen kräftigen Achselsproß trug, während sich auf der entgegengesetzten Seite des Vegetationsscheitels eben erst die erste Laubblattanlage hervorwölbte. Auf

Querschnittsbildern älterer Knospen fand ich das erste Blatt dem Vorblatt diametral gegenüber, etwas nach vorne verschoben. Der erste Laubblattquirl hat $^1/_3$-Stellung, wie es auch Caspari angibt, während die weiteren Quirle höherzählig werden. Das Vorblatt bleibt klein, schwach grün; ich fand keine Gefäßbündel. In jüngsten Stadien hüllt es die Knospe ganz ein. Bei den Sommerknospen klaffen die Ränder bis zum Grunde auseinander. Bei den Winterknospen fand ich sie weit hinauf verwachsen. Hier hat das Vorblatt mehr die Gestalt eines adossierten, aber die Stellung des ersten Blattes ist dieselbe wie bei dem seitlichen, und in jüngsten Stadien war kein Unterschied in der Anlage beiderlei Vorblätter zu erkennen. — Für die Infloreszenzspatha gibt Eichler an, daß sie anfangs geschlossen, später in zwei Lappen zersprengt sei.

Glumiflorae.

Juncaceae.

Juncus glaucus (Fig. 34—36).

Die Vorblätter der vegetativen und der Infloreszenzzweige sind einander sehr ähnlich. Beide sind adossiert-zweikielig. Buchenau

Fig. 34—36. Juncus glaucus. **34** Querschnitt durch eine vegetative Knospe in der Achsel eines Niederblattes. **35** junge Knospe, eingehüllt vom Vorblatt. **36** noch jüngere Knospe.

(1865) beschreibt das Infloreszenzvorblatt als häutige Scheide, die oft in zwei Spitzen ausläuft. — Das vegetative Vorblatt ist ein braunes, stark versklerenchymtes Niederblatt, in dem ich keine Gefäßbündel wahrnehmen konnte, und endigt mit lang ausgezogener Spitze, die den folgenden Blättern fehlt. Es bleibt auffallend klein (bis $^1/_2$ cm). In

bezug auf die Größenentwicklung des Vorblattes besteht hier offenbar eine Korrelation mit den folgenden Blättern. Ist wie hier eine größere Anzahl Niederblätter vorhanden und somit die embryonale Wachstumszone an der Basis des Hauptstengels genügend geschützt, bleibt das Vorblatt klein. Die folgenden Blätter stehen in transversaler Distichie zum Unterschiede gegenüber der medianen bei der Infloreszenzknospe. Bei beiderlei Knospen geschieht die weitere Verzweigung aus den folgenden Niederblättern.

Cyperaceae.

Scirpus (Fig. 37—38).

Das adossierte, zweikielige Vorblatt ist hier im Verhältnis zu anderen Cyperaceen verhältnismäßig groß (über 2 cm). Niederblätter fehlen hier ganz, und das Vorblatt übernimmt allein den Schutz der Stengelbasis. Es findet sich also hier ein entgegengesetztes Verhalten wie bei Juncus. Die Endigung des Vorblattes ist einheitlich, mit lang ausgezogener Spitze wie ebenfalls bei Juncus. Der Achselsproß des Vorblattes liegt vor einem der Kiele. Bei aufeinanderfolgenden Vorblättern sind immer die gleichen Hälften fertil. Es liegt hier also schraubelige Verzweigung vor.

Fig. 37—38. Scirpus prolifer. **37** tiefer Querschnitt durch einen Achselsproß. **38** junge Knospe, eingehüllt vom Vorblatt.

Isolepis.

Hier finden sich ganz dieselben Verhältnisse wie bei Scirpus.

Fuirena (Fig. 39—42).

An dem adossierten, zweikieligen, vegetativen Vorblatt findet sich eine eigentümliche Bildung an der Spitze. Das Vorblatt läuft hier in zwei Seitenflügeln aus, zwischen denen sich ein kragenförmiges Gebilde mit abaxialem Schlitz befindet. Nach Anlage und Ausbildung muß dieser mittlere Teil als Ligula aufgefaßt werden, wie sie auch an den Laubblättern von Fuirena auftritt. Die Größenunterschiede zwischen

den Flügeln und der Ligula sind verschieden. In jüngsten Stadien ist die Ligula allein entwickelt. Von den Flügeln wächst zuweilen nur einer aus. In der allerjüngsten Anlage zeigt sich das Vorblatt als einheitlicher Ringwall. Trotz seiner geringen Größe ($^1/_2$ cm) und anatomisch reduzierten Ausbildung mit wenig Chlorophyll und Gefäßbündeln ist das Vorblatt dennoch in seiner morphologischen Ausbildung ziemlich weit vorgeschritten, indem es wie die Laubblätter eine Ligula und in den Flügeln Spreitenteile besitzt. Auffallend ist hierbei, daß eigentlich zwei Spreiten vorhanden sind. Verständlich wird diese Tat-

Fig. 39—42. Fuirena simplex. **39** Querschnitt durch einen Achselsproß. **40** Laubblatt mit Ligula *L*. **41** Vorblätter, *a* Endigung eines ausgewachsenen, *b*, *c*, *d*, *e* jüngere, *L* Ligula, *F* Flügel. **42** junge Knospe mit Vorblattanlage.

sache, wenn zwei Vorblattanlagen angenommen werden, deren Ligulae median-adaxial verwachsen sind. Die übrigen Blätter folgen auf das Vorblatt in der für die Cyperaceen typischen $^1/_3$-Stellung. — Das zarthäutige, adossierte Infloreszenzvorblatt ist klein und im anatomischen Bau reduzierter als das vegetative.

Cyperus alternifolius (Fig. 43—46).

Hier haben die adossierten Vorblätter neben ihrer eigentlichen Funktion als Knospenschutz noch eine andere übernommen, der sie in eigenartiger Weise angepaßt sind. Junge Knospen in der Achsel von

Laubblättern zeigten starke adaxiale Anschwellung und auf Querschnitten große Interzellularen. Sie dienen, wie Goebel (1898) beobachtet hat, als Schwellkörper, um die Laubblätter in gespreizte Lage

Fig. 43—46. Cyperus alternifolius. **43** Vorblatt einer Infloreszenzknospe mit verdickter adaxialer Partie. **44** Infloreszenz, basaler Querschnitt. **45** ältere Infloreszenzknospe. **46** vegetative Knospe.

zu bringen. Auf älteren Stadien fand ich bei diesen Infloreszenzen tragenden Knospen die typisch adossierte, zweikielige Gestalt des Vorblattes wieder. Nur daß es noch große Interzellularen aufwies und viel breiter war als das schmale Vorblatt einer rein vegetativen Knospe.

Die Vorblätter erreichen nur geringe Größe ($1\frac{1}{2}$ cm), und die Endigung ist einheitlich bei dem vegetativen und dem Infloreszenzvorblatt. In jüngsten Anlagen zeigt sich ein gleichmäßiger Ringwall. Die Stellung der auf das Vorblatt folgenden Blätter ist nach $\frac{1}{3}$ Divergenz. Vor dem einen Kiele des Infloreszenzvorblattes findet sich ein Achselsproß, der sich zu einer rein vegetativen Knospe entwickelt, wie sie zahlreich in der Blütenregion vorkommen und dort zu bewurzelten Pflanzen auswachsen. Innerhalb der vegetativen Knospe findet weitere Verzweigung aus der Achsel des ersten Blattes statt.

Fig. 47. Carex hirta. Querschnitt durch einen Achselsproß.

Carex (Fig. 47).

Das adossierte, zweikielige Vorblatt ist hier nur $\frac{1}{2}$ cm groß. Es schließen sich mehrere Niederblätter in $\frac{1}{3}$ Divergenz an. Die Spitze des Vorblattes ist einheitlich, abgerundet, nach vorne verdickt. Jüngste Stadien zeigen einen einheitlichen Ringwall.

Fig. 48—52. Diplacrum. **48** Querschnitt durch eine vegetative Knospe. **49** junge Knospe, ganz vom Vorblatt eingehüllt. **50** Querschnitt durch die Infloreszenz. *JV* Infloreszenzvorblatt. **51** Infloreszenz, *A* Achselsproß des Vorblattes. **52** junge Infloreszenzen mit den auffallend großen ersten Blättern, *a* adaxial, *b* abaxial.

Diplacrum (Fig. 48—52).

Das adossierte, zweikielige, vegetative Vorblatt zeigt Übereinstimmung mit dem von Carex. Es ist wie dieses nur $^1/_2$ cm groß, mit langer Spitze endigend. Auch junge Stadien zeigen nichts Abweichendes. — Das adossierte, zweikielige Infloreszenzvorblatt bleibt ebenfalls sehr klein. Es ist zarthäutig mit seicht gebuchtetem Rande. Auf ganz jungen Stadien ist die adaxiale Einbuchtung deutlich zu sehen. Schon früh wird es von den beiden ersten Blättern an Größe bedeutend übertroffen, wie es auch Goebel (1888) angibt. Diese übernehmen den Schutz der jungen Knospe. Weitere Verzweigung findet innerhalb der Infloreszenz in der Weise statt, daß abwechselnd bald vor dem rechten, bald vor dem linken Kiele aufeinanderfolgender Vorblätter Achselsprosse auftreten.

Scirpodendron (Fig. 53—54).

Goebel (1888) beschreibt den Aufbau der reich verzweigten Infloreszenz. Die in der Achsel von Brakteen sitzenden Seiteninfloreszenzen beginnen mit zwei seitlichen, vollständig getrennten, derbwandigen Vorblättern ($1^1/_2$ cm groß). Beide Vorblätter haben Achselsprosse, die ihrerseits Ährchenkomplexe darstellen. Außer dem mit spiralig angeordneten Schuppen besetzten Endährchen befinden sich auch hier jederseits Achselprodukte der beiden Vorblätter. Von diesen fand ich den einen verkümmert. Der voll entwickelte war von einem ringsum geschlossenen Vorblatte eingehüllt. Goebel gibt an, daß die Vorblätter bei Achselsprossen höherer Ordnung mit ihren hinteren Rändern unter sich, mit ihren vorderen mit der annähernd dem Deckblatt gegenüberstehenden Schuppe verwachsen seien. Ich fand ein solches geschlossenes Vor-

Fig. 53—54. Scirpodendron. 53 Querschnitt durch ein Seitenährchen, das Achselsproß eines seitlichen Vorblattes ist, V_{IIA} ringsum geschlossenes Vorblatt (dreikielig), V_{IIB} verkümmert. 54 Endigung eines ringsum geschlossenen Vorblattes.

blatt in jungen Stadien deutlich zweispitzig, später adaxial tief gespalten, außerdem dreifach gekielt, auf der Seite und vorn median. Dieser vordere Kiel wird der Deckschuppe entsprechen. Vor den beiden seitlichen Kielen dieser jüngsten geschlossenen Vorblätter finden sich ebenfalls Achselprodukte in Gestalt je einer männlichen Blüte.

Mapania (Fig. 55—57).

Goebel (1888) beschreibt den Blütenstand von M. als einem Ährchenkomplex von Scirpodendron entsprechend. Es finden sich auch hier zwei getrennte, seitliche, derbwandige Vorblätter (1 cm), die beide Achselsprosse haben. Goebel faßt sie zusammen mit der folgenden nach vorne stehenden Schuppe als die drei fertilen gegenüber den drei sterilen, die eine Hülle um die terminale weibliche Blüte bilden. Die Achselprodukte höherer Ordnung fand ich von einem ringsum geschlossenen Vorblatte eingehüllt, das auch hier einem dreifachen Verwachsungsprodukte entspricht. Ganz junge Vorblätter, wie sie die männliche Einzelblüte umhüllen, zeigen deutlich adaxial einen Einschnitt. — Die beiden in der Regel bis auf den Grund getrennten primären Vorblätter fand ich in einem besonderen Falle in einer eigentümlichen Verwachsungszone basal zusammenhängend, so daß sie eine dreikielige Gestalt besaßen.

Fig. 55—57. Mapania. **55** Infloreszenz in der Achsel einer Braktee. **56** tiefer Querschnitt durch eine Infloreszenz, *A*, *B* Achselsprosse des oben vollständig in 2 getrennten Vorblattes. das basal eine eigentümliche Verwachsungszone zeigt. **57** männliche Blüte, eingehüllt von einem ringsum geschlossenen Vorblatte, adaxial.

Gramina.

Zea Mays (Fig. 58—61).

Der axilläre Blütenkolben wird eingehüllt von einem adossierten, mit langen Flügeln versehenen Vorblatte. Es ist von ansehnlicher Größe (bis 15 cm) chlorophyllhaltig, reichlich mit Gefäßbündeln ringsherum versehen. Querschnitte durch eine jüngere Knospe zeigte die adaxiale Mitte noch gefäßbündelfrei. Auf den Flügeln, deren Wachstumsrichtung entsprechend, begannen sich die Gefäßbündel soeben aus

dem meristematischen Gewebe abzusondern. Die auf jüngsten Stadien deutlich wahrnehmbare Förderung der seitlichen Partien des Vorblattes erhält sich dauernd. In ausgewachsenem Zustande ist es tief zweispaltig. Die Gefäßbündel der Kiele laufen in die Spitze aus, während die medianen sich vorher umbiegen und an die benachbarten anlegen.

Fig. 58—61. Zea Mays. **58** Querschnitt durch die weibliche Infloreszenz. **59** Endigung des den weiblichen Blütenkolben umhüllenden Vorblattes. **60** junge Infloreszenz, *a* ad-, *b* abaxial. **61** Querscknitt durch eine etwas ältere Infloreszenz. *G* Gefäßbündelanlage.

Die Stellung der folgenden Blätter zum Vorblatt ist nicht genau festzulegen, sie liegt zwischen 0° und 90°. Die übrigen alternieren mit diesen und unter einander nicht streng, entsprechend der Angabe der Bravais (1837), daß sich eine halbe Divergenz hier erst allmählich einstellt.

Coix (Fig. 62—65).

Das adossierte zweikielige Infloreszenzvorblatt gleicht dem von Zea Mays in mancher Beziehung. Es war in dem untersuchten Falle 7,3 cm groß, chlorophyllhaltig, reichlich mit Gefäßbündeln ringsum versehen, die seitlichen Flügel aber nur schwach entwickelt. Auch hier zeigt das fertige Vorblatt deutliche Zweizipfeligkeit. Die Gefäßbündel der Kiele laufen in die Spitze aus, während diejenigen der Mitte auch

Fig. 62—65. Coix Lacrimae Jovi. **62** tiefer Querschnitt durch eine Infloreszenz, nur die aufeinanderfolgenden Vorblätter gezeichnet. **63** Endigung des ausgewachsenen Vorblattes. **64** junge Infloreszenz, eingehüllt vom Vorblatt. **65** jüngere Infloreszenzknospe.

hier seitlich abbiegen oder frei im Gewebe endigen. Auf jungen Stadien umgibt das Vorblatt den weit herausragenden Vegetationsscheitel wie eine Cupula, deren Rand stark eingebuchtet ist. Später überholt es den Vegetationsscheitel und umgibt ihn als schützende Hülle. Das einzige, nur in der Primanknospe auftretende Blatt steht in transversaler Distichie zum Vorblatt. Es findet reichliche Verzweigung aus abwechselnd der rechten und linken Vorblatthälfte statt. Die auf-

einanderfolgenden Vorblätter stehen rechtwinkelig zueinander. Eine Verzweigung aus beiden Vorblatthälften, wie sie van Tieghen (1897) für Coix anführt als besonders auffallenden Beweis für die Zweiwertigkeit des Vorblattes, fand ich nicht. Goebel (1895) gibt für Euchlaena in betreff des Infloreszenzvorblattes an, daß dieses auf höheren Schnitten zweiteilig sei und auf einer Seite fertil.

Saccharum (Fig. 66—70).

Das bis 1 cm große adossierte Vorblatt zeigt auffallend starke Flügelbildung, die in der Blattmitte am stärksten ist, nach oben und unten zu abnimmt. Wie bei Zea Mays entstehen auch hier die Flügel als Wucherungen der seitlichen Vorblattpartien, die jüngsten Gefäß-

Fig. 66—70. Saccharum officinale. **66** hoher Querschnitt durch eine vegetative Knospe. **67** ein Seitenflügel des Vorblattes mit Gefäßbündelanlagen *G*. **68** Querschnitt durch eine jüngere vegetative Knospe. **69** junge Knospe, eingehüllt vom Vorblatt. **70** noch jüngere Knospe.

bündel liegen auf der Spitze. Goebel (1913) gibt analoge Fälle von Kielbildung der Blattunterseite an, die besonders dann mit Saccharum verglichen werden können, wenn man die beiden Kiele als zwei gesonderte Blattanlagen betrachtet und die Flügel als Wucherungen der Blattunterseiten auffaßt. So findet sich bei der Liliace Phormium ein kielartiger Vorsprung an der Blattunterseite, ebenso bei dem Laubmoos Fissidens. Vor allem wird die später schwertförmige Lamina des Irisblattes ursprünglich als Flügel auf der Rückenkante der Blattanlage angelegt. In keinem dieser Fälle findet Flügelbildung durch Verwachsung zweier Blattflächen statt, wie es besonders zur Erklärung des Irisblattes angenommen worden ist. — Das Vorblatt endigt mit einheitlicher Spitze. In der ersten Anlage erscheint es als gleich-

förmiger Ringwall. Weiterhin fand ich den Rand leicht eingebuchtet, noch später in eine Spitze ausgezogen. An jungen Knospen fanden sich nur seitlich zwei Gefäßbündel, später ringsum verteilte. Die folgenden Blätter, die allmähliche Übergänge zum Laubblatt darstellen, folgen in transversaler Distichie.

Stenotaphrum (Fig. 71—74).

Das vegetative adossierte, zweiflügelige, bis 1 cm groß werdende Vorblatt dieses südamerikanischen Grases ist in ausgewachsenem Zustande tief gespalten. Die beiden Teile hängen aber basal zusammen

Fig. 71—74. Stenotaphrum glabrum var. americanum. **71** höherer Querschnitt durch einen Achselsproß. **72** tieferer Querschnitt. **73** ganzer Sproß. **74** junge Knospe, *a* adaxial, *b* abaxial.

in einer gefäßbündellosen Partie. Es liegt hier Zerreißung vor, da die Spitze junger Vorblätter einheitlich ist. Auf jüngsten Stadien fand ich den Rand nur schwach eingebuchtet. Auffallend ist die Stellung des ersten Blattes. Es ist dem Vorblatte superponiert. Im Vergleich mit den folgenden Blättern bleibt es klein mit schwach entwickelter Lamina. Man könnte die Superposition in Zusammenhang bringen mit der seitlich zusammengepreßten, keilförmigen Gestalt des Tragblattes, wie es auch Tofieldia bei gleicher Stellung des ersten Blattes aufweist. Bei anderen Pflanzen mit seitlich zusammengepreßtem Tragblatte aber, so einem hierauf untersuchten afrikanischen Grase, steht das erste Blatt normal, während in anderen Fällen von Superposition

die Laubblätter nicht seitlich zusammengefaltet sind, wie z. B. bei der Orchidee Microstylis. Zu dieser bemerkt Goebel (1901), daß die Stellung des ersten Blattes nichts Auffallendes habe, wenn anstatt des einen adossierten Vorblattes zwei miteinander verwachsene angenommen werden, dann kann das folgende Blatt ebensogut nach vorne oder nach hinten fallen. Dasselbe gilt auch hier.

Oryza (Fig. 75—78).

Das adossierte, zweikielige, vegetative Vorblatt bietet wenig Auffallendes. Es ist ein trockenhäutiges, wenig über 1 cm großes Niederblatt mit gefäßbündelloser Mitte und einheitlicher Spitze. Nur in jungen Stadien fand ich den Rand wenig eingebuchtet. Die folgenden Blätter, von denen das erste ebenfalls ein spreitenloses Niederblatt ist, stehen in transversaler Distichie. Bei weiterer Verzweigung steht auch hier der Achselsproß vor einem der beiden Vorblattkiele. Eine größere Aufmerksamkeit ist von jeher der Palea Superior von Oryza zugewandt worden. Wegen ihrer, außer den beiden seitlichen, stark entwickelten Mittelrippe wird es als klassisches Beispiel zum Beweise der Einwertigkeit des Vorblattes angeführt. Es muß aber vor allem dabei berücksichtigt werden, daß bei dem einblütigen Ährchen von Oryza ein Ausnahmefall vorliegt. Die Bedingungen zur vollständigen Ausbildung sind hier nach Verkümmerung der Ährchenachse günstiger als sonst bei Vorblattbildung. Dieselbe Erscheinung zeigt das ebenfalls einblütige Ährchen von Leersia oryzoides, das ich hieraufhin ansah. Die Hüllspelzen sind hier nur in Rudimenten vorhanden und nur Deck- und Vorspelze in voller einander gleicher Ausbildung da. Überdies stehen die Ährchen transversal zur Hauptspindel, was die Ausbildung der Palea Superior nur noch begünstigt.

Fig. 75—78. Oryza clandestina. **75** Querschnitt durch einen vegetativen Achselsproß. **76** Endigung des Vorblattes. **77** dasselbe auf jüngerem Stadium. **78** ganz junge Knospe. *a* ad-, *b* abaxial.

Phalaris.

Das adossierte, langgeflügelte, vegetative Vorblatt bietet nichts Auffallendes. Es wird bis 1,5 cm groß. Das folgende Blatt ist ebenfalls Niederblatt. Seine Endigung ist einheitlich von jüngsten Stadien an, die Mitte wie bei Oryza gefäßbündellos. Die übrigen Blätter stehen in transversaler Distichie.

Phleum.

Ganz dieselben Verhältnisse wie bei Phalaris. Das Vorblatt fand ich nur 0,5 cm groß. Das folgende Blatt ist ebenfalls spreitenloses Niederblatt.

Deschampsia (Fig. 79).

Dasselbe gilt hier. Das Vorblatt fand ich bis 3,5 cm groß. Das folgende Blatt ist als Laubblatt entwickelt.

Fig. 79. Deschampia caespitosa. *a* ganz junge vegetative Achselknospe, *b* etwas ältere.

Festuca (Fig. 80—83).

Hier fand ich das adossierte, zweikielige, vegetative Vorblatt ebenfalls von ansehnlicher Größe (2,25 cm). Es folgt ein Laubblatt mit kleiner Spreite. In wenigen Fällen fand ich im ausgewachsenen Zustande geringe Zweizipfeligkeit, die auf jüngsten Stadien deutlich durch stärkere Entwicklung der seitlichen Partien her vortrat. Die erste Anlage des Vorblattes ist auch hier ein einheitlicher Ringwall. An Gefäßbündeln fand ich nur die beiden auf den Kielen entwickelt. Die Blattstellung ist hier wie bei den vorhergehenden transversale Distichie.

Fig. 80—83. Festuca glauca. **80** ganz junge Knospe. **81** etwas ältere. **82** Querschnitt durch eine junge Knospe. **83** Endigung des ausgewachsenen Vorblattes.

Cynosurus (Fig. 84—87).

Das adossierte, zweikielige vegetative Vorblatt wird bis 2 cm groß. Es folgen nur Laubblätter in transversaler Distichie. Auffallend ist die starke Asymmetrie des Vorblattes, die mit dem dorsiventralen Gesamtbau des Halmes in Zusammenhang zu bringen ist. Zwei aufeinanderfolgende Knospen fand ich stark konvergierend. — Häufig tritt tiefe Spaltung an der ursprünglich einheitlichen Vorblattspitze auf. Dies

mag darauf beruhen, daß nur das Gefäßbündel des stärker entwickelten Flügels bis zur Spitze verläuft, das des schwächeren aber eine Strecke weit unterhalb derselben aufhört. Die adaxiale Mitte ist auch hier gefäßbündellos. Auf jüngsten Stadien fand ich den Vorblattrand wenig eingebuchtet, später werden die Seiten stärker gefördert, besonders eine derselben.

Phragmites.

Das langgeflügelte, adossierte, wenig über 1 cm große Vorblatt ist, obwohl es von Natur eine einheitliche Endigung besitzt, ebenfalls oft tief gespalten. Es besitzt nur zwei seitliche Gefäßbündel. Von

Fig. 84—87. Cynosurus cristata. **84** Querschnitt durch eine vegetative Knospe. **85** Querschnitt durch den ganzen Sproß. *L* Laubblätter. **86** ganz junge Knospe. **87** etwas ältere.

den in transversaler Distichie folgenden Blättern ist das erste Niederblatt, das zweite mit kleiner Spreite versehen.

Hordeum.

Das adossierte, zweikielige Vorblatt wird hier 2,5 cm groß. Es folgen nur Laubblätter in transversaler Distichie. Die adaxiale Mitte ist auch hier gefäßbündellos.

Agropyrum (Fig. 88—90).

Das adossierte, zweikielige Vorblatt fand ich 2,25 cm groß, die folgenden, transversal-distich gestellten Blätter alle als Laubblätter entwickelt. Besonders deutlich war hier die starke Förderung der seit-

lichen Partien des Vorblattes auf jüngsten Stadien zu sehen. Später fand ich die Endigung einheitlich. Bei weiterer Verzweigung aus dem Vorblatte steht der Achselsproß vor einem der Kiele.

Fig. 88—90. Agropyrum repens. **88** tiefer Querschnitt durch einen vegetativen Achselsproß. **89** junge Knospe, *a* ad-, *b* abaxial. **90** noch jüngere Knospe mit Vorblattanlage.

Bambus spec. (Fig. 91—93).

Auf das adossierte, zweikielige, zarthäutige kleine Vorblatt folgen hier Niederblätter in transversaler Distichie. Die adaxiale Mitte ist auch hier gefäßbündellos. Die Endigung ist einheitlich, ganz auffallend ausgeprägt von jüngsten Stadien an, wo sich nicht die geringste Wellung noch Förderung der Seitenpartien zeigt. Reichliche Verzweigung findet aus dem Vorblatt statt. Die aufeinanderfolgenden Knospen stehen abwechselnd vor dem rechten und linken Vorblattkiele. Bei Achselsprossen, die an der Hauptachse aufeinanderfolgen, sind ebenfalls immer abwechselnde Vorblatthälften fertil, so daß alle Zweige nach einer Seite gerichtet sind.

Fig. 91—93. Bambus spec. **91** Querschnitt durch einen vegetativen Achselsproß. **92** ganz junge vegetative Knospe. **93** Schema der Verzweigung aus aufeinanderfolgenden Blattachseln. *D* Deckblätter.

Bambusa verticillata (Fig. 94—99).

Das derbe, stark verkieselte, bald braunwerdende Vorblatt ist hier ein wirksamer Knospenschutz. Entsprechend der oft sehr ansehnlichen Knospengröße kann es viele Zentimeter breit werden, während es in die Länge weniger wächst. Ich fand nur zwei seitliche Gefäßbündel entwickelt. Die Endigung ist auch hier von jüngsten Stadien

an durchaus einheitlich. Bei Entfaltung der überaus reich verzweigten Knospe wird das Vorblatt früh gesprengt. Es findet sich regelmäßig ein wieder reich verzweigter Achselsproß vor dem einen Kiele des Vorblattes, ein zweiter diesem diametral gegenüber in der Achsel des ersten Blattes, das, wie die folgenden, in ein Viertel Divergenz zum Vorblatte steht. Da dieses Blatt sehr schmal ist, macht es leicht den Eindruck, als sei dieser zweite Sproß ebenfalls Achselprodukt des Vorblattes. Auch hier geschieht die weitere Verzweigung in wickeliger Anordnung, und der dorsiventrale Gesamtbau der Pflanze spricht sich ebenfalls darin aus, daß alle aufeinanderfolgenden Zweige nach derselben Seite gerichtet sind.

Fig. 94—99. Bambusa verticillata. **94** Schematisierter Querschnitt durch eine vegetative Achselknospe. *A* Achselsproß des Vorblattes, *B* derjenigen des ersten Blattes L_I. **95** höherer Querschnitt durch eine vegetative Knospe. **96** dasselbe ganz hoch. **97** Vorblatt-Endigung. **98** dasselbe, jüngeres Stadium. **99** junge Knospe.

Phyllostachys (Fig. 100—103).

Das adossierte, zweikielige, vegetative Vorblatt, das bis zu 2 cm groß wird, fand ich stark asymmetrisch. Im ausgewachsenen Zustande überragt die stärker entwickelte Seite die andere bedeutend. In Anfangsstadien zeigt sich ein wenig eingebuchteter Ringwall; später ist die eine Seite deutlich gefördert. Die beiden einzigen Gefäßbündel fand ich auf den Kielen gelegen.

Spadiciflorae.

Palmae. Rhapis.

In tiefen Blattachseln stehen die vegetativen Knospen mit ihrer Achse im Winkel von 90° zur Hauptachse, in höheren befinden sie

sich in normaler Lage. Auf jungen Stadien fand ich das Vorblatt in adossierter Stellung mit einheitlicher Endigung, wie eine Cupula die Knospe umgebend. Querschnitte durch die Spitze eines älteren Stadiums zeigte die adaxiale Mitte des Vorblattes stark verdickt mit großen Gefäßbündeln. Die vor der Hauptknospe liegende, normal zur Hauptachse gestellte Beiknospe besitzt ein adossiertes, zweikieliges Vorblatt, die übrigen Blätter folgen in spiraler Anordnung.

Fig. 100—103. **Phyllostachys bambusoides. 100** Querschnitt durch eine vegetative Knospe. **101** Endigung des ausgewachsenen Vorblattes. **102** junge Knospe, eingehüllt vom Vorblatt. **103** dasselbe in jüngerem Stadium, *a* ad-, *b* abaxial.

Typha. Typhaceae.

Bei den in gleicher Weise wie bei Rhapis zur Hauptachse stehenden, vegetativen Knospe unterscheidet sich das erste Blatt nicht von den folgenden, die in medianer, später etwas verschobener Distichie folgen.

Araceae.

Acorus (Fig. 104—105).

Engler (1876) gibt an, daß der in der Achsel des letzten Laubblattes befindliche Fortsetzungssproß mit einem Laubblatt beginne, das am Rücken zweikielig sei, wie sonst die die Sprosse beginnenden Niederblätter. An einem Ende Mai ausgegrabenen Sprosse sah ich dieses Laubblattvorblatt neben der terminalen Infloreszenz, fand es aber nur wenig gekielt, im Vergleich zu dem langgeflügelten, adossierten Vorblatte tieferer Knospen. Dies ist im übrigen ein Niederblatt (1 cm), sehr interzellularen- und gefäßbündelreich und stark versklerenchymt. Die Endigung fand ich einheitlich, die übrigen Blätter stehen in medianer Distichie. Der Achselsproß des Laubblattvorblattes steht, wenn auch nicht genau in der Mediane, so doch keineswegs seitlich. Die Einwertigkeit des Laubblattvorblattes ist dadurch deutlich

gekennzeichnet, besonders wenn zum Vergleiche z. B. ein fertiles Gramineenvorblatt herangezogen wird, dessen Achselprodukt ausgesprochen seitlich steht, ohne daß eine stärkere Einbuchtung der Mittelpartie stattgefunden hat.

Anthurium.

Das 6 cm groß werdende, adossierte Vorblatt ist ein derbes, bald braun werdendes, in der oberen Partie beiderseits langgeflügeltes Niederblatt, interzellularen- und gefäßbündelreich mit einheitlicher Endigung, das einen sehr wirksamen Knospenschutz darstellt. Es folgen nur noch zwei Blätter in ein Viertelstellung zum Vorblatt, ein Niederblatt, das den Fortsetzungssproß in seiner Achsel trägt, und das einzige, die endständige Infloreszenz umgebende Laubblatt. Regelmäßig findet sich vor der Hauptknospe noch eine mit adossiertem, zweikieligem Vorblatte beginnende Beiknospe. Innerhalb dieser stehen die Blätter in mehr spiraliger Anordnung. Nur bei einer ganz jungen fand ich das erste Blatt in genau medianer Distichie.

Fig. 104—105. Acrus Calamus. **104** Querschnitt durch den ganzen Sproß. *L* letzte Laubblätter, *J* Infloreszenz, *LV* Laubblatt-Vorblatt. **105** Querschnitt durch einen tieferen Achselsproß. *NV* Niederblatt-Vorblatt.

Pothos.

Das Vorblatt ist ein wenig über 1 cm großes, derbwandiges Niederblatt. Die zwei folgenden Blätter haben nur rudimentäre Spreiten. Von jungen Stadien an ist die Endigung einheitlich. In auffallender Weise ist es in seiner Gestalt von dem dorsiventralen Bau der Hauptachse beeinflußt und dementsprechend auch die Blattfolge schwankend. So gibt auch Engler (1876) an, daß namentlich in der Region der Niederblätter kleine Abweichungen von der ursprünglichen $^1/_2$ Divergenz vorkämen. Es würde sonst, da bei Pothos alle Laubblätter auf eine Seite des abgeplatteten

Hauptsprosses gerückt sind, bei medianer Distichie innerhalb von deren Achselsprossen das ganze Sproßsystem in eine Ebene zu liegen kommen. In zwei extremen Fällen fand ich einmal das Vorblatt adossiert zweikielig, die folgenden Blätter in medianer Distichie, ein andermal ein deutlich seitlich stehendes Vorblatt, die übrigen Blätter transversal zur Hauptachse, mit diesem alternierend.

Calla palustris (Fig. 106—107).

Der Forsetzungssproß in der Achsel des letzten Laubblattes beginnt mit einem adossierten, zweikieligen Vorblatte. Dieses 5 cm große, grüne Niederblatt zeigte in allen untersuchten Fällen auf beiden Kielen deutliche Laminarrudimente in Gestalt kleiner, grüner Zipfel, eine Strecke weit unterhalb des Vorblattrandes. Der linke, höherstehende war jedesmal der größere. Dem widerspricht nicht, daß das erste Laubblatt dem Vorblatt superponiert ist, wie es von Braun (1859), später von Engler (1876) angegeben worden ist, da das Vorblatt offenkundig ein Verwachsungsprodukt darstellt. Ich fand allerdings keine streng mediane Distichie, sondern seitlich verschobene, so daß das erste Blatt nicht genau über dem Vorblatt zu stehen kam. Im übrigen fand ich das erste Blatt wie bei Stenotaphrum an Länge und Größe der Lamina hinter den folgenden zurück.

Fig. 106—107. Calla palustris. **106** Querschnitt durch den ganzen Sproß. *L* letztes Laubblatt, *J* Infloreszenz, *Sp* Infloreszenzspatha. **107** Vorblattendigung, l_I, l_{II} Laminarrudimente, *a* ad-, *b* abaxial.

Calla Elliottiana (Richardia) (Fig. 108—109).

Hier alterniert das erste Blatt normal mit dem adossierten Vorblatte. Die übrigen

Fig. 108—109. Calla Elliotina (Richardia). **108** Querschnitt durch einen vegetativen Achselsproß. **109** Vorblattendigung.

Blätter mit diesem und untereinander. Die Vorblattendigung ist deutlich zweizipfelig.

Fig. 110—117. Philodendron. **110** Ph. panduraeforme, ganzer Sproß. *L* einziges Laubblatt. **111** dasselbe im Grundriß. **112** Ph. macroph Grundriß nach Irmisch. **113** Ph. panduraef. Endigung des ausgewachsenen Vorblattes. **114** Ph. panduraef. Endigung eines ganz jungen Vorblattes. *S* Scheide. **115** Ph. panduraef. Ganzer Sproß quer. *A* Hauptachse. **116** a, b. Ph. panduraef. *Sq* Squamulae. *BK* Beiknospe. **117** Ph. macroph. Internodium nach Irmisch. *Sq* Sqamulae.

Philodendron (Fig. 110—117).

Hier fand ich die größten Vorblätter von allen untersuchten. Bei Ph. panduraeforme bis 14 cm groß, bei Ph. speziosum 76 cm. Dennoch ist das Vorblatt hier durchaus Niederblatt, in seinem anatomischen Bau der Scheide der folgenden Laubblätter entsprechend. Es ist schwach grün, die Oberseite weißlich infolge Interzellularenbildung, die hier stärker ist als bei der Laubblattscheide. Auch Oxalatdrusen und Sekretgänge sind hier zahlreicher als dort. In abgestorbenem Zustande bleibt das Vorblatt lange Zeit als braune Hülle der einzelnen Glieder des Sympodiums erhalten. In ausgewachsenem Zustande fand ich nur vereinzelte geringe Zweizipfeligkeit, in jungen Stadien dagegen zwei ziemlich lange Zipfel, unterhalb von diesen die sich eben ausbildende Scheide, die später allein das Vorblatt darstellt. — Verzweigung findet regelmäßig aus den Vorblättern statt. Da nur noch ein einziges Laubblatt — abgesehen von dem die Infloreszenz einhüllenden Hochblatte — ausgebildet wird, entspricht das Vorblatt hier dem vorletztem Blatte, aus dessen Achsel sich in der Regel die Fortsetzungssprosse der Araceaen bilden. Das einzige Laubblatt steht nicht genau im Winkel von 180° zum Vorblatt. Der Achselsproß des Vorblattes steht vor einem der Kiele, was Irmisch (1874) veranlaßte, diesen für die eigentliche Blattmitte zu halten. Es liegt hierzu aber kein Grund vor. Dieselbe Stellung des Achselsprosses fand sich in allen bisher untersuchten Fällen mit Ausnahme von Acorus Calamus bei Fertilität des Vorblattes. Auch die normal adossierte Stellung des Vorblattes zur Achse, die gleichförmige Ausbildung beider Kiele spricht nicht für eine solche Annahme. Ebenso darf in dem von Irmisch gegebenen Verzweigungsschema nicht auf mediane Lage des ersten Achselsprosses aus dessen Stellung zum Grundvorblatt geschlossen werden, da hier nur Verschiebung infolge der reichen Verzweigung stattgefunden hat.

Vor jedem Hauptsproß befindet sich eine unterständige, im $<$ von 90° mit seiner Achse zur Hauptsache stehende, vegetative Beiknospe. Derselben sitzen blattartige Gebilde von unregelmäßiger Form auf. Zu diesen bemerkt Irmisch, daß sie im ganzen dieselbe Beschaffenheit, auch dasselbe Verhalten bezüglich der Dauer und des Absterbens wie die rings an der Blattinsertion in größerer Anzahl vorhandenen Squamulae hätten. Es scheint ihm jedoch für wahrscheinlicher, diese Gebilde für Teile des ersten Blattes an dem Achselsproß anzusehen, nicht für Squamulae. Ich sah diese Gebilde dicht über der Narbe des hier als Deckblatt fungierenden Vorblattes auftreten zu einer Zeit, wo

von der Beiknospe äußerlich noch nichts zu sehen war. Sie waren von gleicher Größe wie die Squamulae, denen sie auch sonst ganz glichen. Bei der späteren Internodiumstreckung nun, durch die der Hauptachselsproß des Vorblattes emporgehoben wird, wird auch die an diesem befindliche Beiknospe gehoben und mit ihr die über ihr befindliche Squamula. Das erste Blatt der Beiknospe fand ich von den folgenden nicht verschieden.

Enantioblastae.

Commelinaceae. Tradescantia (Fig. 118—123).

Das adossierte, zweikielige, vegetative Vorblatt fand ich nur einen halben Zentimeter groß, chlorophyllhaltig mit nur einem Gefäßbündel

Fig. 118—123. Tradescantia. **118** Querschnitt durch eine vegetative Knospe von Tr. viridis. **119** derselbe tiefer mit Achselsproß. **120** ganz junge Knospe mit Vorblattanlage. **121** Querschnitt durch die Infloreszenz von Tr. geniculata. **122** a, b, c junge Knospen; *z* späterer Zipfel des Vorblattes. **123** älteres Vorblatt.

jederseits. Die Endigung ist einheitlich, in jüngsten Stadien ein gleichförmiger Ringwall. Zwei Primordien, wie Schumann (1890) angibt, fand ich nicht. Die folgenden Blätter stehen in Divergenzen zwischen 90 und 180°. Bei Fertilität des Vorblattes fand ich den Achselsproß vor einem der Kiele. —

Das Infloreszenzvorblatt von Tr. geniculata, das ein trockenhäutiges, an der Spitze rötliches, nur wenig über 1 cm großes Blatt-

gebilde darstellt, zeigt eine auffallend starke Entwicklung des einen Kieles. Auf diesem findet sich das einzige Gefäßbündel und vor diesem Kiele der weiter verzweigte Achselsproß. Der andere Kiel war kaum als solcher angedeutet. Während die erste Anlage sich als gleichmäßiger Ringwall zeigt, beobachtete ich sehr frühzeitig, wie sich auf der später fertilen Seite ein Übergreifen des Randes bemerkbar macht, was weiterhin zur Ausbildung eines lang überhängenden Zipfels führt. Bei aufeinanderfolgenden Vorblättern fand ich immer abwechselnde Vorblatthälften gefördert und fertil, so daß hier wickelige Verzweigung vorliegt.

Rhoeo (Fig. 124—127).

Das Infloreszenzvorblatt von Rhoeo zeigt eine weniger starke, aber immerhin unverkennbare Förderung der einen Vorblatthälfte, was sich schon auf jüngsten Stadien bemerkbar macht. Von den folgenden drei Blättern unterhalb der Infloreszenz, die in transversaler Distichie stehen, alterniert das erste mit der größeren Vorblatthälfte. Das Auftreten eines seitlichen Vorblattes innerhalb der Doppelwickel der Infloreszenz stellt den äußersten Fall von Reduktion der einen Vorblatthälfte dar.

Fig. 124—127. Rhoeo discolor. **124** Infloreszenzsproß **125** Querschnitt durch die Infloreszenz. **126** junge Knospe mit Vorblatt. **127** etwas ältere Knospe, eingehüllt vom Vorblatt.

Mayaca. Mayacaceae.

Die beiden grundständigen ersten Blätter der vegetativen Knospen gleichen den übrigen Laubblättern vollständig und sind mit einbezogen in die Blattspirale. In jungen Stadien bildet das erste Blatt mit weit überragendem Zipfel eine schützende Hülle für die junge Knospe.

Eriocaulon (Fig. 128). **Eriocaulaceae.**

Der Fortsetzungssproß in der Achsel des letzten Laubblattes beginnt hier, ähnlich wie bei Triglochin und Acorus Calamus, mit einem vollständig als Laubblatt entwickelten Vorblatte, das schwach zweikielig ist. Die folgenden Blätter alternieren mit diesem. Auf tiefen Querschnitten sah ich eine durchgehende Zweizeiligkeit des ganzen Sproßsystems, auf höheren Schnitten aber eine Drehung des gesamten

Fortsetzungssprosses, entsprechend der Drehung, die der Infloreszenzschaft erfährt.

Elegia (Fig. 129—131). **Restionaceae.**

Das vegetative, adossierte, zweikielige Vorblatt fand ich nur 3 mm groß, schuppenförmig ohne Gefäßbildung. Es bestehen hier ähnliche Beziehungen zwischen der Ausbildung des Vorblattes und den folgenden Niederblättern wie bei Juncus und manchen Gramineen. Die Ungleichheit der Vorblattkiele steht wohl hier wie anderswo in Beziehung zur Dorsiventralität der ganzen Pflanze. Aufeinanderfolgende Vorblätter sah ich mit der stärker entwickelten Hälfte nach der Seite des Substrates hin konvergieren. Die Endigung des Vorblattes fand ich von jüngsten Stadien an einheitlich. Die Blattstellung liegt zwischen 90° und 180° Divergenz. Verzweigung findet hier nur aus der Achsel der folgenden Niederblätter statt. — Eine auffallende Ähnlichkeit zeigt das Infloreszenzvorblatt mit dem von Tradescantia und Rhoeo, indem sich nur ein Kiel entwickelt findet. Gefäßbündel fehlen hier ganz.

Fig. **128**. Eriocaulon Carsonii. Querschnitt durch den ganzen Sproß. *LV* Laubblatt-Vorblatt.

Fig. 129—131. Elegia densta. **129** Querschnitt durch eine vegetative Knospe. **130** junge Knospe. **131** Querschnitt durch die Infloreszenz.

Liliiflorae.

Colchicaceae. Tofieldia calyculata
(Fig. 132—135).

Das kleinbleibende ($1^1/_2$ cm) adossierte, zweikielige, vegetative Vorblatt ist deutlich zweispitzig. Jüngste Stadien zeigen auch hier einen gleichförmigen Ringwall. An Gefäß-

bündeln sind nur zwei auf den Kielen vorhanden. Auffallend ist die Superposition des ersten Blattes, die sich schon in der älteren Literatur angeführt findet (Braun-Eichler 1875). Wie in den entsprechenden anderen Fällen müssen auch hier zwei seitliche Vorblattanlagen angenommen werden. Das superponierte Blatt bleibt an Größe hinter den folgenden zurück. Diese stehen in regelmäßiger medianer Distichie. Doch fand ich ausnahmsweise bei ganz jungen Knospen transversale.

Fig. 132—135. Tofieldia calyculata. **132** Querschnitt durch einen Achselsproß. **133** junger Achselsproß. **134** Vorblattendigung. **135** Querschnitt durch eine ganz junge Knospe.

Scilla (Fig. 136—137). **Liliaceae.**

Das adossierte, zweikielige Vorblatt, das die Achselsprosse innerhalb der Zwiebelschuppen einhüllt, ist wie diese weißlich, dickfleischig, ein mit zahlreichen Gefäßbündeln versehenes Niederblatt ($1^1/_2$ cm). Es endigt mit einheitlicher, abgestumpfter Spitze. Die beiden folgenden Blätter stehen transversal-distich. Das erste alternierte in dem untersuchten Falle mit dem stärker entwickelten Vorblattflügel. In der Infloreszenz ist nur ein seitliches, 1 cm großes Vorblatt vorhanden. —

Fig. 136—137. Scilla campanulata. **136** Querschnitt durch die Zwiebel mit Achselsproß. **137** Querschnitt durch die Infloreszenz. *J* Infloreszenzachse, *Fl* Blüte, *BV* Blütenvorblatt.

Convallariaceae.

Polygonatum.

Bei Irmisch (1856) findet sich in bezug auf die Ausläuferknospen in den Achseln der basalen Scheidenblätter die Bemerkung, daß man das erste Blatt dieser Knospen als links und rechts von dem Mutterblatte anzunehmen habe. Dasselbe fand ich bestätigt. Die folgenden Laubblätter alternieren mit dem seitlichen Vorblatte und untereinander.

Convallaria majalis (Fig. 138—140).

Die zu Ausläufern werdenden Knospen in der Achsel basaler Niederblätter werden eingehüllt von einem klein bleibenden, weißlichen Vorblatte, das ich zum Teil typisch zweikielig adossiert fand mit folgender median-distichen Blattstellung, außerdem aber Übergänge bis zu ausgesprochen transversal-distichen und die Gestalt des Vorblattes asymmetrisch. Diese letztere Blattstellung vorwiegend bei ganz jungen Knospen in der Achsel von Scheidenblättern unterirdischer Ausläufer, die Anfang März gesammelt worden waren, die erstere bei

Fig 138—140. Convallaria majalis. **138** Vegetative Knospe in der Achsel eines basalen Scheidenblattes an einer Blütenknospe. **139** Blütenknospe, *N* Scheidenblätter, *J* Infloreszenzachse mit Blüten *Fl*, *D* Deckblätter der Blüten. **140** Nichtblühender oberirdischer Trieb.

einem orthotropen blühreifen Sprosse, der Ende Januar, und einem unterirdischen Ausläufer, der Ende Juni ausgegraben worden war. Irmisch (1856) gibt für diese Ansläuferknospen an, daß ihr erstes Blatt adossiert sei, allein diese Stellung sei nicht immer ganz deutlich, indem der Scheidenspalt der Blätter zuweilen so schief verlaufe, als ob die Mediane rechts oder links vom Mutterblatte liege.

Bei Untersuchung der Knospen innerhalb der Laubblätter muß zuerst entschieden werden, ob die Infloreszenz als terminal oder lateral anzusehen ist. Irmisch spricht sich ganz deutlich an verschiedenen Stellen darüber aus, daß er die Infloreszenzen als lateral betrachte. Die zwei bis drei Laubblätter oberhalb der Infloreszenz, die in höchst auffallender Weise im Gegensatz zu der regelmäßigen Alternation der vorausgehenden Niederblätter nur in ein Viertel Divergenz zu dem letzten, die Infloreszenz umhüllenden Blatte stehen, sieht er als Endigung des Hauptsprosses an. Besonders deutlich geht seine Auffassung aus dem Vergleich hervor, den er zwischen Paris und Convallaria anstellt. (Bei Paris stehen nämlich die ersten Blätter an der Keimpflanze nach $^1/_2$ Divergenz, erst später setzt die $^1/_4$-Stellung ein). Dort heißt es: „Für die eigentümliche Blattstellung der Grundachse von Paris dürfte es mindestens eine Analogie gewähren, daß bei Convallaria majalis oberhalb des gleichfalls axillären Blütenstengels auch die Divergenz ein Viertel auftritt". Bernatzky's Auffassung ist nicht ganz klar, da sich bei ihm zwei kurz aufeinanderfolgende, einander widersprechende Stellen finden. Einmal wird der Blütenstand als seitenständig bezeichnet. Dann aber sagt er: „Die Stellung der Blütenstandsnarbe und des vegetativen Seitensprosses beweist deutlich, wo eine Drehung der Blattstellungsebene stattgefunden hat", wobei er unter vegetativem Seitensproß doch nur die letzten Laubblätter oberhalb der Infloreszenz gemeint haben kann. Viel deutlicher spricht sich Döll (1857) über die seiner Auffassung nach terminale Stellung der Infloreszenz aus, indem er sagt: „Von den erwähnten Niederblättern umgeben, bis zur Mitte umschlossen, erhebt sich der blütentragende Schaft." Und an anderer Stelle: „In der Achsel des letzten geschlossenen Niederblattes steht ein Laubzweig, dessen zwei bis drei alternierende Blätter sich mit der Spirale des Stengels kreuzen."

An blühreifen Knospen, die Ende Januar und später untersucht worden waren, konnte ich die eigentlichen Verhältnisse nicht erkennen. Ende Juni untersuchte ich nicht blühreife, oberirdische Triebe, die erst im nächsten Sommer zur Blüte kommen und in dieser Vegetationsperiode nur 2—3 Laubblätter entfalten. Hier fanden sich wesentlich jüngere

Blüten und Laubblattanlagen. Besonders deutlich war ein Fall, bei dem das drittvorletzte Niederblatt einen vegetativen Achselsproß trug, der dieselbe $^1/_4$-Stellung zum Hauptsproß zeigte, wie die neben der Infloreszenz stehenden Laubblätter. Nach dieser Beobachtung müssen diese letzteren als vegetativer Sproß in der Achsel des vorletzten Niederblattes gedeutet werden. Es folgt dann nur noch das letzte, die terminale Infloreszenz umhüllende Niederblatt. Berücksichtigt man, daß auch bei Ausläuferknospen transversale Distichie auftritt, fällt das Auffallende dieser Blattstellung bei den höheren Knospen fort. Bei Irmisch finde ich eine Bemerkung, die den Vergleich zwischen beiderlei Knospen noch erhärtet. Dort heißt es: „Zuweilen stehen diese Laubblätter nicht unmittelbar neben dem Blütenstengel, sondern sie sind erst in ein weit hinaufreichendes Scheidenblatt eingeschlossen, welches dann mit seiner Rückenfläche gegen den Blütenstengel gekehrt ist. Dann fiele der letzte Unterschied mit den Ausläuferknospen fort, der darin besteht, daß diese mit einem Niederblatte, dem adossierten Vorblatte, beginnen, während die höchsten Knospen gleich mit einem Laubblatte einsetzen. Parallele Fälle von Zweiganfängen der Fortsetzungssprosse in der Achsel der obersten Laubblätter wurden schon für Triglochin, Acorus Calamus und Eriocaulon beschrieben.

Paris (Fig. 141—142).

Die Endknospe des Rhizoms birgt mehrere aufeinanderfolgende Generationen von Knospen in den Achseln ihrer Blätter bis in die jüngsten Blattanlagen hinauf. Wegen dieser von Dutailly als Anticipation der Entwicklung bezeichneten Eigentümlichkeit findet sich Paris wiederholt in der älteren Literatur, so bei Braun (1851—52), Wydler (1854), Irmisch (1856), neueren Datums bei Schumann (1893) angeführt. Jeder dieser Sprosse, die sich zu einem Blütenstengel entwickeln können — allerdings verkümmern immer einige, so besonders der erste — beginnen mit zwei oder einem Vorblatte. Bei den genannten Autoren finden sich ein tiefgespaltenes und zwei getrennte Vorblätter nebeneinander erwähnt, für die jüngsten Knospenanlagen in der Regel zwei. Dies wird besonders schon von Wydler hervorgehoben zur Entscheidung, ob hier ein Vorblatt oder zwei getrennte anzunehmen seien. Jedenfalls ist die Verbindungsleiste der beiden Vorblätter, wie sie Irmisch abbildet, so schmal, daß sie leicht gar nicht zur Ausbildung kommen kann. Ich fand auf Serienschnitten zwei vollständig getrennte Vorblätter von ganz rudimentärer Beschaffenheit ohne Gefäßbündel von unregelmäßiger Kontur. Die beiden Vor-

blattanlagen sind hier offenbar auf ganz früher Entwicklungsstufe stehen geblieben, bevor noch eine Verwachsung eingetreten ist, oder wenn sich eben erst die Anfänge dazu zeigen.

Fig. 141—142. Paris quadrifolia. **141** Querschnitt durch die Endknospe des Rhizoms. *N* Rhizomniederblätter. **142** Dasselbe tiefer, schwächer vergrößert.

Asparagus (Fig. 143—145).

Asp. Sprengeri hat ein ganz ähnlich zarthäutiges Vorblatt wie Paris. Es ist mit bloßem Auge kaum wahrnehmbar, nur zwei Zelllagen breit, ganz ohne Gefäßbündel und Spaltöffnungen, wie sie das ebenfalls häutige Tragblatt, das einzige Blatt außer dem Vorblatt, auf-

Fig. 143—144. Asparagus Sprengeri. **143** Querschnitt durch einen Achselsproß 1. Ordnung. *M* Mittelsproß, *A*, *B* Achselsprosse des Vorblattes. **144** Vorblatt-Endigung.

Fig. **145.** Asparagus officinalis. Seitensproß 1. Ordnung.

weist. Der Rand des Vorblattes ist stark eingebuchtet. Zu beiden Seiten des sich zum reichverzweigten Langtriebe auswachsenden Hauptsprosses finden sich Achselsprosse des Vorblattes, die sich zu den aus Phyllokladien bestehenden Kurztrieben entwickeln. Nur diese Achselsprosse erster Ordnung besitzen adossierte Vorblätter, die höheren sind

vorblattlos. — Bei Asp. officinalis fand ich zwei vollständig getrennte Vorblätter von ebenfalls rudimentärer Beschaffenheit wie bei A. Sprengeri. Bei einer aus Samen aufgezogenen Topfpflanze waren sie ganz ohne Gefäßbündel und Spaltöffnungen, welche letztere aber bei einer kräftigen Freilandpflanze vorhanden waren. Immerhin sind auch hier die Vorblätter nur $^1/_2$ cm groß und trockenhäutig. Die Achselsprosse der Vorblätter bleiben hier in der Regel unentwickelt. Für die Blüten, die in ihrer Stellung diesen Achselsprossen entsprechen, erwähnt Eichler (1875) das Vorkommen rudimentärer Brakteen.

Geitonoplesium.

Die später ganz von der Rinde überwallten, im $\angle$ von 90° mit ihrer Achse zur Hauptachse stehenden, vegetativen Knospen werden normal angelegt. Das erste Blatt fand ich hier adossiert mit einheitlichem Rande, das zweite mit diesem alternierend.

Smilax (Fig. 146—150).

Das adossierte Vorblatt zeigt keine Besonderheit. Es ist ein

Fig. 146—147. Smilax aspera. **146** Querschnitt durch eine Laubblattknospe. **147** Querschnitt durch eine Niederblattachselknospe an einem Wurzelsproß.
Fig. 148—150. Smilax ornata. **148** Querschnitt durch eine Laubblattknospe. **149** ganz junge Knospe. **150** Querschnitt durch eine Knospe in der Achsel eines Niederblattes (Wurzelsproß).

bräunliches Niederblatt von geringer Größe, in der Regel mit einheitlicher Endigung. Die erste Anlage zeigt bei Sm. ornata einen Ring-

wall mit etwas erhöhter adaxialer Mitte. Bei Sm. ornata fand ich in einem Falle geringe Zweizipfeligkeit. Die Gefäßbündel waren bei Sm. hastata, Sarsaparillus und ornata ringsum verteilt, nur bei Sm. aspera fanden sich zwei in seitlicher Stellung. Auffallend ist auch hier die superponierte Stellung des ersten Laubblattes, das wie in anderen Fällen von Superposition hinter den folgenden an Größe zurückbleibt, eine kleinere Lamina und kürzere Ranken besitzt. Knospen in der Achsel von Niederblättern an Wurzelschossen zeigten diese Blattstellung nicht, sondern transversale Distichie, während diese allgemein bei den Knospen in der Achsel von Laubblättern zu finden war.

Yucca (Fig. 151).

Das Vorblatt hat hier nur ein seitliches Gefäßbündel. Das erste Blatt folgt in etwas nach vorn verschobener, transversaler Distichie, so daß hier eher ein seitliches als ein adossiertes Vorblatt vorliegt.

Fig. **151**. Yucca filamentosa. Querschnitt durch einen Achselsproß.

Cordyline.

Die im Winkel von 90° mit ihrer Achse zur Hauptachse stehenden, von der Rinde überwallten Knospen zeigen das erste Blatt nicht von den folgenden verschieden.

Pontederiaceae. Eichhornea (Fig. 152—153).

Das adossierte Vorblatt stimmt besonders auf jüngeren Stadien in seiner Ausbildung ganz mit der der Laubblätter überein. Später tritt allerdings die Spreite hinter der mächtig entwickelten Scheide zurück und bildet nur einen kleinen Anhangszipfel. Der Scheidenrand, der viel stärker gelappt ist als der des Laubblattes, dient mit seinen Schleim absondernden Drüsen zum Knospenschutz.

Fig. 152—153. Eichhornea azurea. **152** Querschnitt durch einen Achselsproß. **153** junge Knospe, eingehüllt von der Vorblattscheide.

Amaryllideae.

Galanthus nivalis (Fig. 154—157).

Der blütentragende Sproß wird hier eingehüllt von einem schmalen,

trockenhäutigen, rings geschlossenen, adossierten Niederblatte mit stumpfer Endigung. Dann folgen zwei Laubblätter in medianer Distichie; das oberste ist Tragblatt der axillären Infloreszenz. Ich beobachtete neben der Basis des Infloreszenzschaftes die von Irmisch (1860) als Terminalknospe bezeichnete Endigung des Hauptsprosses, die von Schumann (1890—94), trotz der alternierenden Stellung der Blätter mit den vorhergehenden, als Beiknospe bezeichnet wird, und die Infloreszenz dementsprechend als terminal. — Über die Zweiwertigkeit der Infloreszenzspatha ist wohl kein Zweifel mehr. Die Endigung ist deutlich zweizipfelig. Die seitlichen Kiele sind, wie Eichler (1875) betont, so dick und grün und setzen genau seitlich ein, daß sie durchaus den Eindruck gesonderter Blätter machen. Während die Kiele zahlreiche Gefäßbündel besitzen, fehlen diese auf deren schmalen Verbindungsstrecken.

Fig. 154—157. Galanthus nivalis. **154** Sproß mit Seitensproß. *Sp* Spatha. **155** Querschnitt durch den ganzen Sproß (hoch). *L* Laubblätter, *Fl* Blüte. **156** dasselbe ohne Vorblatthülle höher. **157** basaler Querschnitt durch den ganzen Sproß. *A* Hauptachse.

Leucojum (Fig. 158—160).

Die grüne, ebenfalls zweizipfelige Spatha von L. aestivum zeigt die Kiele nicht so scharf abgesetzt gegen die Verwachsungsstrecken und Gefäßbündel ringsum gleichmäßig verteilt. Das Auftreten von Doppelschraubeln innerhalb der Spatha, wobei ein Schraubelzweig vor jedem Kiele zu stehen kommt, sieht Eichler (1875) als besonderen Beweis der Zweiwertigkeit der Spatha an. Die Einzelblüte hat nur ein seitliches Vorblatt, das Deckblatt der folgenden Blüte ist. — In einem besonderen Falle sah ich an einem, mir von Herrn Dr. Hirmer

überbrachten Exemplare von Leucojum vernum die Spatha als zwei vollständig getrennte Blätter, die nur adaxial eine kleine Strecke weit miteinander verwachsen waren. Außerdem fanden sich hier ausnahmsweise zwei Blüten entwickelt und zwischen ihnen ein fadenförmiges Gebilde, das als Achsenende gedeutet werden mußte, so daß hier volle Übereinstimmung mit L. aestivum herrschte. — Das adossierte Vor-

Fig. 158—159. Leucojum aestivum. **158** Spatha. **159** Querschnitt durch die Infloreszenz. *BV* Blütenvorblatt.

Fig. **160**. Leucojum vernum. Zweiblütige Infloreszenz. *A* Achsenende, *a* adaxial, *b* abaxial.

blatt der vegetativen Knospe, zu dem die folgenden Blätter in medianer Distichie stehen, macht durchaus den Eindruck eines einheitlichen Blattgebildes wie das von Galanthus.

Narcissus (Fig. 161).

Dasselbe gilt für die vegetativen Knospen von N. Nur in einem Falle fand ich starke Ausbildung des einen Kieles und ebenfalls transversale Stellung des ersten Blattes. Eigentümliche Verwachsung beobachtete ich zwischen dem Vorblatt und dem ersten Blatte, wie sie Irmisch (1860) für die ersten Blätter einer Beiknospe von N. Tazetta als aus Verschmelzung zweier hervorgegangen beschreibt.

Fig. **161**. Narcissus biflorus. Querschnitt durch eine vegetative Knospe.

Hipeastrum (Fig. 162).

Hier sind in der Regel zwei vollständig getrennte Spathablätter vorhanden, die

Fig. **162**. Hipeastrum hybridum. Querschnitt durch die Infloreszenz. *Sp* die beiden Spathablätter, *BV* Blütenvorblätter.

5 cm groß und derb und grün sind. Sie liegen so zueinander, daß der eine Rand jedes einzelnen gedeckt, der andere deckend ist, was schon Irmisch (1860) hervorhebt. Innerhalb der Doppelschraubel ist immer nur ein seitliches Vorblatt bei jeder Blüte ausgebildet. Eine Primanblüte fand ich nicht. Die beiden Seitenblüten sind schon auf jungen Stadien annähernd gleichgroß und die Hauptachse zwischen ihnen nicht wahrzunehmen.

Fig. 163—164. Tacca integrifolia. **163** Querschnitt durch den ganzen Sproß. *Sp* Spatha, *J* Infloreszenz, *L* Laubblatt. **164** Querschnitt durch die Infloreszenz, *BV* Blütenvorblatt.

Taccaceae (Fig. 163—164).

In jeder Laubblattachsel fand ich Doppelschraubeln darstellende Infloreszenzen, die mit zwei getrennten Spathablättern beginnen. Nur stehen die Spathablätter median zur Hauptachse, das erste dem Deckblatt superponiert. Die Einzelblüten haben ebenfalls nur einzelne Vorblätter, die in bezug auf die Primanblüte als seitlich nach vorn fallend bezeichnet werden müssen.

Fig. **165**. Ananas sativa. Querschnitt durch eine vegetative Knospe.

Bromeliaceae Ananas (Fig. 165).

Die vegetativen Knospen beginnen mit einem adossierten, zweikieligen Vorblatte, dessen Endigung ich auf jüngsten Stadien einheitlich fand. Gefäßbündel sind ringsum verteilt. Das auf das Vorblatt folgende Blatt fällt schräg nach vorn; die übrigen folgen in $^{2}/_{5}$-Stellung.

Iridaceae (Fig. 166—168).

Das adossierte, zweikielige Vorblatt der vegetativen Knospe ist ein derbwandiges, wenig Chlorophyll enthaltendes Niederblatt, das bald braun wird. Am größten war es bei I. pseudacorus (5 cm), wo auch die Knospen am größten sind. Die Endigung fand ich einheitlich. Entsprechend seiner, aus der Achsel der Deckblätter verschobenen Lage ist das Vorblatt bei I. germanica und I. pseudacorus stark asymmetrisch. Die stärker entwickelten Kiele zweier aufeinanderfolgender Vorblätter konvergieren nach der Seite des Substrats hin. Die folgenden Blätter fand ich transversal-distich bei I. germanica, in Divergenzen näher an

Fig. 166—167. Iris. **166** Querschnitte durch Knospen. **167** junge Knospe, eingehüllt vom Vorblatt.

180° bei I. pseudacorus und I. sibirica, jedenfalls nicht übereinstimmend mit der Eichler'schen Angabe (1875), daß bei vegetativen und Hochblattzweigen das nächste Blatt dem Vorblatt immer median gegenüberfalle.

Eichler beschreibt eingehend den Aufbau der Infloreszenz, wobei er sich auf Wydler (1872) bezieht. Hierbei muß unterschieden werden zwischen der Hauptinfloreszenz und den in der Achsel tieferer Hochblätter entstehenden Seiteninfloreszenzen. Die betreffende Stelle von Eichler in bezug auf die Hauptinfloreszenz lautet: „Unterhalb der Gipfelblüte sind die beiden obersten Hochblätter zu einer Art Spatha bivalvis zusammengerückt. Das untere der beiden ist unfruchtbar, das

obere hat einen Sproß in der Achsel, der nur das adossierte Vorblatt besitzt und im Falle von Fruchtbarkeit eine Blütenfächel trägt.“ Hiermit ist ausgedrückt, daß die Achselsprosse in die Mediane der Vorblätter fallen. Eichler bildet ein dementsprechendes Schema der Verzweigung für I. pseudacorus ab, ein gleiches findet sich bei Dodel-Port. Beide Autoren veranschaulichen die Verhältnisse an der fertigen Infloreszenz. Untersucht man aber jüngere Stadien, so sieht man deutlich, daß der Achselsproß des Vorblattes keineswegs median zu diesem steht, sondern deutlich nach der einen Achsel desselben hingerichtet ist. I. sibirica zeigte diese Verhältnisse noch besser als I. pseudacorus, wo die Infloreszenzen schon etwas vorgerückter waren. Die aufeinanderfolgenden Achselsprosse liegen immer der gleichen Vorblattachsel zugewandt, so daß hier schraubelige Anordnung vorliegt. Bei der reichen Verzweigung nun finden hier Verschiebungen statt, wobei die älteren Vorblätter aus ihrer ursprünglich seitlichen Lage in die Mediane des ganzen Sproßsystems verschoben werden, wie ich Ähnliches bei Philodendron in dem von Irmisch (1874) angegebenen Schema ausgedrückt fand. Es geschieht hier aber nicht, wie Eichler meint, das Umgekehrte, indem hier die Fächel durch Verschiebung aus der Mediane zur Schraubel wird.

Die Verhältnisse an der Seiteninfloreszenz in der Achsel tieferer Hochblätter gleichen insofern den oben geschilderten als auf das adossierte Grundvorblatt hier ebenfalls zwei zu einer Art Spatha zusammenrückende Hochblätter unterhalb der Gipfelblüte auftreten. Von diesen ist wiederum das obere fertil. Das trockenhäutige, mehrere Zentimeter große Infloreszenzvorblatt trägt ringsum Gefäßbündel, deutlich größere auf den Kielen. Den adaxialen Rand fand ich auf jüngeren Stadien wenig eingebuchtet.

Fig. 168. Iris. Schema der Verzweigung an der Hauptinfloreszenz, *SpI, II* die beiden obersten Hochblätter, *T* Terminalblüte.

Dioscorea (Fig. 168—169).

Dioscoreaceae.

Von den Knospen, die sich innerhalb der Laubblattachsel befinden, entwickelt sich, wie Goebel (1905) angibt, die der Achse zunächst

stehende, älteste selbständig zu einer Infloreszenz oder vegetativen Knospe. Die jüngeren vor dieser liegenden werden bei Ausbildung der Luftknolle auf gemeinsamer Basis emporgehoben. Die vegetative Knospe beginnt mit zwei seitlichen, nach vorn konvergierenden Laubblättern, auf die die übrigen in schief dekussierter Stellung folgen. In jüngsten Stadien bildet das erste Laubblatt eine schützende Hülle um die jüngste Knospe. Die Blüten beginnen nach Eichler (1875) mit einem seitlichen Vorblatte, das seitlich oder schräg nach rückwärts fällt.

Fig. 169. Dioscorea spec. Querschnitt durch eine Laubblattachsel mit Sproßsystem. *L* Laubblatt.

Scitamineae.

Musa. Musaceae.

Bei der im Winkel von 90° mit ihrer Achse zur Hauptachse stehenden Knospe unterscheidet sich das erste Blatt nicht von den übrigen, die in spiraliger Anordnung folgen.

Zingiberaceae.

Zingiber (Fig. 170—173).

Das adossierte, vegetative Vorblatt von Z. Clarkei ist allem Anschein nach ein einheitliches Gebilde. Es gleicht den folgenden Blättern, die in regelmäßiger Alternation stehen, ganz mit seiner breiten, gefäßbündelreichen, adaxialen Mitte und seiner einheitlichen, eingefalteten Spitze. — Das zarthäutige, $2^1/_2$ cm große, adossierte Infloreszenzvorblatt zeigt auf jungen Stadien etwas seitlich verschobene Stellung zur Achse. In ausgewachsenem Zustande steht der Blütensproß nicht vor der Mediane. In bezug auf die Richtung der Verschiebung herrscht keine Regelmäßigkeit. Die erste Anlage des Vorblattes ist ein gleichförmiger Ringwall. Auch später ist die Endigung einheitlich. Auffallend ist das Auftreten einer sich nicht weiter entwickelnden Knospe in der Achsel des Vorblattes.

Fig. 170—173. Zingiber Clarkei. **170** Querschnitt durch eine vegetative Knospe. **171** Vorblatt-Endigung. **172** junge Infloreszenzknospe mit Achselknospe *A* des Vorblattes. **173** Aufeinanderfolgende Blüten mit ihren Vorblättern. *A* Hauptachse.

Costus (Fig. 174—176).

Das adossierte, zweikielige, vegetative Vorblatt ist hier ein 3 cm großes, früh braun werdendes Niederblatt mit einheitlicher Endigung. Von den in medianer Distichie folgenden Blättern haben die ersten nur

Fig. 174—176. Costus spec. **174** Querschnitt durch eine vegetative Knospe. **175** Infloreszenzvorblatt. **176** junge Infloreszenzknospen in verschiedenen Stadien, *A* Achselsproß des Vorblattes. *a* adaxial, *b* abaxial.

kümmerliche Spreiten. — Die Blüten haben ein seitliches Vorblatt (2 cm), von derber Beschaffenheit, rot gefärbt wie der Kelch. Der abaxiale Rand ist weiter umgreifend als der adaxiale, was schon auf

ganz jungen Stadien deutlich hervortritt. Aufeinanderfolgende Vorblätter liegen immer nach derselben Seite hin. Es liegt nahe, einen Vergleich zwischen dem seitlich verschobenen Vorblatt von Zingiber und dem seitlichen von Costus aufzustellen. Weitere Übereinstimmung besteht darin, daß sich auch hier ein nicht weiter entwickelnder Achselsproß des Vorblattes findet. Infolge seiner anfangs starken Entwicklung drängt dieser den Vegetationsscheitel zur Seite, später gleicht sich die Verschiebung wieder aus. Bei Zingiber und Costus zeigen sich die Anfänge zu der bei Hedychium reichen Verzweigung aus dem Vorblatte, wie sie Eichler (1875) zur Darstellung bringt. Nur gibt Eichler ein adossiertes Vorblatt an und fächelartigen Aufbau der Partialinfloreszenzen, der aber durch Druckverschiebungen nicht mehr zum Ausdruck komme. Die Abbildung berechtigt eben so gut zur Annahme seitlicher Vorblätter; da diese abwechselnd rechts und links zu ihrer Abstammungsachse fallen, liegt hier vielmehr wickelige Verzweigung vor.

Canna. Cannaceae.

Bei der, mit ihrer Achse im Winkel von 90° zur Hauptachse stehenden, vegetativen Knospe ist das Vorblatt nicht von den folgenden Blättern verschieden. — Die Verhältnisse an der Infloreszenz sind von Eichler (1873) eingehend beschrieben worden. Es stehen hier Blütenwickel in der Achsel von Hochblättern. Ich fand nur zweiblütige, doch treten sie viel reichhaltiger auf. Die Einzelblüten haben abwechselnd rechts und links gestellte, seitliche Vorblätter, deren Achselprodukt die nächst jüngere Blüte ist. Eichler gibt an, daß die Vorblätter sukzessive kleiner werden. Die vierte Ordnung ist meistens die letzte, noch deutlich wahrnehmbare. Das gekielte, seitliche Vorblatt ist wie bei Costus asymmetrisch, hier mit abaxial weiter umgreifendem Rande. Auf ganz jungen Stadien sah ich die Vorblattanlage seitlich nach der Hauptachse zu liegend, entsprechend der Payer'schen Abbildung (Pl. 145, 1). Die von Eichler als Bereicherungssprosse der Infloreszenz bezeichneten Seiteninfloreszenzen in der Achsel spreitenloser Blätter unterhalb der Infloreszenz beginnen mit einem adossierten, zweikieligen Vorblatte, dessen Endigung ich in ausgewachsenem Zustande einheitlich fand. Die zwei einzigen Blätter innerhalb desselben folgen in ein Drittel Divergenz.

Calathea (Fig. 177—180). **Maranta** (Fig. 181). **Marantaceae.**

Das adossierte, zweikielige, vegetative Vorblatt des Forsetzungssprosses zeigt hier weiter keine Eigentümlichkeit. Das folgende

Niederblatt alterniert mit diesem; die Laubblätter sind etwas verschoben.

Mehr Aufmerksamkeit wurde dem adossierten, zweikieligen Vorblatte der Partialinfloreszenzen zugewandt. Diese setzen sich nach Eichler (1875) aus zweiblütigen Dichasien ohne Primanblüte zusammen in sichelförmiger Anordnung. Bei Maranta besitzt jedes Dichasium nur das adossierte Vorblatt. Bei Calathea ist jedesmal ein Deckblatt und bei jeder Blüte ein schräg nach rückwärts fallendes, gekieltes Vorblatt vorhanden. Ich fand allerdings immer nur eins auf Querschnitten, was vielleicht an der verschiedenen Insertionshöhe der Blüten lag. Was außerdem bei Calathea noch besonders

Fig. 177—179. Calathea spec. **177** Querschnitt durch eine Teilinfloreszenz. *I*, *II* aufeinanderfolgende Blütenpaare, *BV* Blütenvorblatt. **178** Endigung des ausgewachsenen Vorblattes, *MK* Mittelkiel, *a* adaxial, *b* abaxial. **179** Serienschnitte, um den Verlauf des Mittelkiels darzustellen.

gegenüber Maranta auffällt, ist die Dreikieligkeit aller Vorblätter mit Ausnahme des grundständigen. Daß die Ausbildung dieses Kieles in Beziehung mit den gegebenen Raumverhältnissen steht, wie auch Eichler (1875) ausspricht, ist nicht zu bestreiten. Eine Serie von Mikrotomschnitten zeigte mir, wie sich der Mittelkiel genau dem Raum zwischen den beiden dahinter liegenden Blüten anpaßt. Nach oben zu verschwindet er wieder und läuft in einen das Vorblatt überragenden Zipfel aus. Dieser Erklärung widerspricht nur die Tatsache, daß bei Maranta, wo doch dieselben Raumverhältnisse vorhanden sind, sich kein dritter Kiel ausbildet. Noch weniger wahrscheinlich aber ist es, wenn Schumann (1902) diese Unterschiede durch verschiedenartige

Kontaktverhältnisse aufzuklären sucht. Die beiden auf jüngsten Stadien eng aneinanderliegenden Blüten eines Paares von Calathea bilden einen ganz einheitlichen Rückenkontakt gegenüber der jüngeren Vorblattanlage. Bei Maranta hingegen stehen die beiden Blüten von vornherein eine vor der anderen. Eichler gibt median gedrehte Blütenpaare für Maranta an. Auch auf etwas älteren Stadien fand ich sie noch nicht auf gemeinsamem Stiele emporgehoben, wie Schumann für allerjüngste Stadien beobachtet hat. Die erste Anlage des Vorblattes ist bei Maranta wie auch bei Calathea ein gleichförmiger Ringwall. Erst bei zunehmendem Zwischenraum zwischen dem Blütenpaare bildet sich der Mittelkiel aus. — Endlich muß noch hervorgehoben werden, daß hier ein Fall von doppelter Fertilität des Vorblattes vorliegt. Die Blüten eines Paares sind hier als gleichwertige Seitenblüten an einer gemeinsamen Achse anzusehen. Den Beweis hierzu lieferte Müller (1885), indem er bei Stromanthe-Arten das Ende der gemeinsamen Achse und oft eine dritte Blüte beobachtete. So liegt dem nichts entgegen, die beiden Blüten ihrer seitlichen Lage nach als Achselprodukte der beiden Vorblatthälften anzusehen.

Fig. 180. Calathea Licei. Zwei Blütenpaare auf verschiedenen Stadien.

Fig. 181. Maranta arundinacea. Zwei Blütenpaare, das hintere noch nicht auf gemeinsamem Stiele emporgehoben.

Gynandrae.

Orchidaceae.

Bei allen im folgenden untersuchten Pflanzen ist das Infloreszenz- sowohl wie das vegetative Vorblatt ein trockenhäutiges, kleinbleibendes Niederblatt, das die Knospen in unentfaltetem Zustande einhüllt. Im besonderen wurde dies nicht jedesmal hervorgehoben.

Paphiopedilum (Fig. 182).

Wenn die asymmetrische Gestalt des Vorblattes zum Teil auch dadurch erklärt werden kann, daß es stark nach dem Substrat hin aus der Achsel seines Deckblattes verschoben ist, kann es doch nicht als adossiert bezeichnet werden, sondern vielmehr als seitlich. Das größte

Gefäßbündel liegt auf der am stärksten entwickelten, dem Substrat zugewandten Partie. Die Ränder sind seitlich übereinandergeschlagen. Die folgenden Blätter stehen transversal-distich.

Fig. 182. Paphiopedilum insigne. Querschnitt durch eine Knospe.

Spiranthes (Fig. 183—185).

Das adossierte, zweikielige Vorblatt endigt einheitlich. Auf jüngsten Stadien ist der Rand schwach gewellt. Die drei ersten Blätter folgen in regelmäßiger Alternation. Darauf wird die Divergenz kleiner als $^4/_2$.

Fig. 183—185. Spiranthes autumnalis. **183** Querschnitt durch eine Knospe. **184** junge Knospe, eingehüllt vom Vorblatt. **185** noch jüngeres Stadium, *a* adaxial, *b* abaxial.

Eulophidium.

Das Vorblatt muß als seitlich bezeichnet werden. Das einzige Gefäßbündel liegt seitlich. Die Stellung der folgenden Blätter ist transversal-distich.

Haemaria.

An der mit ihrer Achse im Winkel von 90° zur Hauptachse stehenden Knospe ist das erste Blatt den übrigen gleich.

Listera ovata (Fig. 186).

Irmisch (1853) gibt für L. an, daß das erste Blatt einer Knospe mit seiner Mittellinie rechts oder links von seinem Mutterblatte stehe. Das einzige Gefäßbündel des geschlossen-scheidigen Vorblattes liegt seitlich. Die folgenden Blätter stehen in transversaler,

Fig. 186. Listera ovata. Querschnitt durch eine Knospe.

aber etwas verschobener Distichie. Irmisch bringt dies in Zusammenhang mit der einseitig stärker entwickelten Achse, wodurch die alternierende Stellung der Scheidenblätter beeinträchtigt werde. An Rhizomknospen fand ich regelmäßigere Alternation.

Fig. 187. Epipactis latifolia. Querschnitt durch eine Knospe.

Epipactis latifolia (Fig. 187).

Hier fand ich ähnliche Verhältnisse wie bei Paphiopedilum und Eulophidium. Das einzige Gefäßbündel des geschlossen-scheidigen Vorblattes liegt seitlich. Die folgenden Blätter stehen transversal distich. Auch hier ist am Hauptsproß durch einseitiges Wachstum der Hauptachse ausgesprochen dorsiventraler Bau eingetreten.

Microstylis (Fig. 188—194).

Wie schon erwähnt, findet sich anch hier Superposition des auf das Vorblatt folgenden Blattes. Vergleicht man das adossierte, hier schwach gekielte Vorblatt mit dem superponierten ersten Blatte, das ebenfalls Niederblatt ist und hinter dem folgenden Niederblatte bedeutend an Größe zurückbleibt, ergeben sich bemerkenswerte Unterschiede. Während das erste Niederblatt in eine abgestumpfte Spitze ausläuft und mehrere parallele, miteinander anastomosierende Gefäßbündel aufweist, ist der Rand des Vorblattes deutlich eingebuchtet. Auf jungen Stadien sah ich eine tiefe Einsenkung. Die Hauptgefäßbündel verlaufen auf den Kielen, und die Mitte ist beinahe gefäßbündelfrei. Auf Querschnitten fand ich hier vereinzelte. Es liegt auch hier ganz offenbar ein Verwachsungsprodukt vor. Zu der Superposition des ersten Blattes bemerkt Irmisch (1863), daß dadurch der diesjährige Sproß wegwärts von der vorjährigen Knolle zu stehen käme. Es trägt nämlich das vierte Blatt, das oberste, den nächstjährigen Sproß in der Achsel. Dieser würde zwischen Vorblatt und die diesjährige Knolle fallen, wenn das erste Blatt normale Stellung hätte, was übrigens, wie Irmisch angibt, auch vorkommt.

Stanhopea (Fig. 195—196).

Auch hier sind die Achselsprosse aus der Deckblattachsel nach der Sproßmitte zu auf der Seite des Substrats verschoben. Die seitlichen Vorblätter liegen mit dem Rücken nach innen. Auf jüngsten Stadien zeigt sich deutlich deren seitliche Anlage. Später kann die Gestalt des Vorblattes durch adaxiale Abplattung einem adossierten

Fig. 188—194. Microstylis monophylla. **188** Ganze Pflanze, *L* einziges Laubblatt, *AK* alte Knolle. **189** Querschnitt durch den Fortsetzungssproß, *J* Infloreszenz. **190** dasselbe tiefer. **191** junge Knospe, eingehüllt vom Vorblatt, *a* adaxial, *b* abaxial. **192** Vorblattendigung. **193** Endigung des ersten superponierten Niederblattes. **194** Verzweigungsschema bei Superposition des ersten Blattes, *I*, *II*, *III* aufeinanderfolgende Knollen.

ähnlich werden. Aber auch dann ist der eine Flügel viel stärker entwickelt als der andere. Ferner alterniert das folgende Blatt mit dem seitlichen Vorblatte. Weiterhin verschiebt sich die Blattstellung.

Oncidium (Fig. 197).

Hier fand ich die Verschiebung der Achselsprosse aus der Mediane des Deckblattes am stärksten, bis zur Mitte des Hauptsprosses auf der dem Substrat zugewendeten Seite. Allerdings gilt dies nur für die Knospen der beiden basalen Niederblätter, die mit einem seitlichen Vorblatte beginnen, mit dem die folgenden alternieren. Die Infloreszenzen in der Achsel der beiden scheidigen Laubblätter unterhalb der Stammknolle sind nur wenig aus der Mediane ihrer Deckblätter verschoben, und ihre Vorblätter haben die Gestalt eines adossiert-zweikieligen. Aber auch hier sprechen die seitliche Lage des einzigen Gefäßbündels, die seitlich übereinander geschlagenen Ränder, der Vergleich mit dem vegetativen gegen die Annahme eines adossierten Vorblattes. Pfitzer (1881) gibt für dieses erste Blatt der Blütenstengel eine wechselnde Stellung bei ein und derselben Art an, indem es bald genau rückwärts gegen die Hauptsache hin, so daß seine Mittellinie die Knospe berühre, bald von vornherein etwas seitlich stehe. Die Vorblätter der Infloreszenzseitenzweige aber stehen immer seitlich, alle nach derselben Seite der Infloreszens gerichtet, eine den Verhältnissen in der vegetativen Region parallele Erscheinung, in der sich die Dorsiventralität des Gesamtbaues zu erkennen gibt.

Fig. 195—196. Stanhopea tigrina. **195** Querschnitt durch eine junge Knospe. **196** ganz junge Knospen, von der adaxialen Seite.

Fig. **197**. Oncidium sphacelatum. Schema des Aufbaus einer ganzen Pflanze. *W* Wurzelanlagen, *N* Niederblätter, *VK* vegetative Knospe, *J* Infloreszenzknospe, *L* mit Scheide versehene Laubblätter, *l* Laubblattanlagen, *S* Stammknolle.

Coelogyne.

Die vegetativen Knospen in der Achsel von Niederblättern und die auch hier dicht der Stammknolle anliegenden Infloreszenzen be-

ginnen mit Vorblättern, die als adossiert-zweikielig bezeichnet werden können. Nur unterscheidet sich das dünnhäutige Infloreszenzvorblatt von dem derberen vegetativen dadurch, daß es nur einseitig ein auffallend größeres Gefäßbündel trägt, während bei dem vegetativen beide Flügel durch größere Gefäßbündel ausgezeichnet sind. Die Stellung der folgenden Blätter ist bei beiden transversal-distich. Die Vorblattendigung fand ich einheitlich nur bei einigen jungen vegetativen Knospen ganz schwach zweizipfelig. Da nach Pfitzer (1881) der Aufbau des Blütentriebes mit dem der ganzen Pflanze ohne weiteres verglichen werden kann, besteht eigentlich kein Unterschied zwischen vegetativer und Infloreszenzknospe; sie sind nur der Stellung am Hauptsproß nach verschieden. Soll Übereinstimmung mit den meisten der hier untersuchten Orchideen hergestellt werden, so könnte das Infloreszenzvorblatt auf Grund der seitlichen Lage seines größten Gefäßbündels und der transversal-distichen Stellung der folgenden Blätter

Tragblatt — Vorblatt — 1. Blatt — 2. Blatt — 3. Blatt
links — links — rechts — links — rechts
α = Vorblatt / deckender Rand: rechts
β = Vorblatt / bedeckter Rand: links

Fig. 198.

als seitlich bezeichnet werden, das vegetative, wie in anderen Fällen auch, von diesem abgeleitet, durch seine besondere Lage die Gestalt eines adossierten annehmend, aufgefaßt werden.

II.

Zusammenfassung der Ergebnisse des speziellen Teiles.

Zunächst seien die Ergebnisse in bezug auf die Hauptfrage nach der Ein- oder Zweiwertigkeit des Vorblattes zusammengefaßt ohne Rücksicht auf die morphologische Gestaltung desselben.

Helobiae.

Butomaceae. Die hier angeführten Butomaceen kommen für die Frage nach der Wertigkeit nicht in Betracht. Zu erwähnen wäre hier nur das eine seitliche Vorblatt innerhalb der Seiteninfloreszenz von Butomus. — Alismaceae. Das adossierte Infloreszenzvorblatt von Alisma plantago ist entschieden Verwachsungsprodukt. Für das vegetative adossierte Vorblatt von Sagittaria muß die Frage unentschieden bleiben.

Die vegetativen Vorblätter von Triglochin und Ruppia lassen keine sichere Entscheidung zu. Außer der einheitlichen Gestalt fand ich keine der eingangs erörterten Kriterien hier zutreffend. — Bei den Potamogetonaceen gilt dasselbe für P. lucens, während sich die Vorblätter bei P. natans und alpinus durch Zweizipfeligkeit, bei Palpinus außerdem durch das Vorhandensein zweier Primordien als zweiwertig kennzeichnen. — Die Najadaceen und Hydrocharitaceen haben zwei vollständig getrennte Vorblätter. Außerdem kommen bei den Hydrocharitaceen Verwachsungsprodukte vor, als welche das vegetative Vorblatt von Elodea crispa, die zweizipfeligen Spathen von Hydrocharis, Limnobium, Vallisneria, Elodea canadensis und densa aufzufassen sind. Die vegetativen Vorblätter sind in diesen Fällen vollständig getrennt. Ein seitliches Vorblatt haben Hydrilla und Stratiotes, während die Infloreszenzen hier zweizipfelige Spathen besitzen, die offenbar Verwachsungsprodukte darstellen.

Glumiflorae.

Juncaceae. An sich läßt das vegetative Vorblatt von Juncus keine Entscheidung zu, aber der Vergleich mit dem ebenfalls adossierten, zweikieligen, deutlich zweizipfeligen Infloreszenzvorblatt machen seine Zweiwertigkeit wahrscheinlich.

Cyperaceae. Die vegetativen Vorblätter von Cyperus, Carex, Diplacrum lassen die Frage unentschieden, bei Scirpus und Isolepis spricht die seitliche Stellung des Vorblattachselsprosses für Zweiwertigkeit, ebenso bei den Inflorenzvorblättern von Cyperus und Diplacrum. Scirpodendron und Mapania haben zwei vollständig getrennte Infloreszenzvorblätter. Außerdem kommen zweizipfelige Verwachsungsprodukte vor, bei denen jede Vorblatthälfte einen Achselsproß trägt.

Gramina. Hier fand ich in keinem Falle zwei vollständig getrennte Vorblätter, nur deutlich zweizipfelige bis tief gespaltene. So bei Zea, Coix, Festuca. Bei einer größeren Anzahl treten frühe Entwicklungsstadien auf, die als deutliche Anzeichen zweier Vorblattanlagen angesehen werden müssen. Die Seiten der anfangs gleichmäßig ringwallförmigen Vorblattanlage sind später deutlich gegenüber der adaxialen Mittelpartie gefördert. Die Entwicklung jeder Vorblatthälfte entspricht der von Deinega (1898) für das Laubblatt von Dactylis glomerata beschriebenen. Es heißt dort: „Dieses Blatt entwickelt sich als ein den Vegetationspunkt halb umhüllender Wulst. Dieser Wulst wächst in die Breite und wandelt sich auf solche Weise in einen

Ringwulst um ..... Diese Anlage fängt darauf an, mit ihrem Rande in die Höhe zu wachsen. Dieses Wachstum geht unregelmäßig, und zwar wächst die erst angelegte Partie viel schneller als die nachträglich gebildete Partie des Ringwalls." Die geförderten Seitenpartien des Vorblattes würden demnach den zuerst angelegten Partien der ringwallförmigen Vorblattanlage entsprechen, d. h. den beiden seitlich anzunehmenden Vorblattprimordien. Später gleicht sich die Zweispitzigkeit in den meisten Fällen durch stärkeres Wachstum der adaxialen Mitte aus. Bei wenigen, so bei Zea, Coix, Festuca, bleibt sie dauernd erhalten. — Durchgehends findet sich bei den vegetativen Knospen der Gräser transversal-zweizeilige Blattstellung. Im Anschluß hieran sei einer Theorie erwähnt, die ebenfalls zum Beweise der Zweiwertigkeit des Vorblattes dienen soll. Bremekamp (1915) beobachtete die gleichsinnige Aufrollung von Tragblatt und Vorblatt einer Gramineenknospe, während das erste Blatt entgegengesetzt gerollt ist. Diese Unregelmäßigkeit sucht er dadurch theoretisch zu beseitigen, daß er zwei Vorblattanlagen annimmt. Der deckende Rand des Vorblattes entspricht dem α-, der bedeckte dem β-Vorblatt. Folgendes Schema möge dieses erläutern (Fig. 198).

Bei der Mehrzahl der vegetativen Knospen traf diese Regel zu. Nur in zwei Fällen, bei Oryza und Phalaris, fand ich neben regelmäßiger vereinzelt gleichsinnige Aufrollung des Vorblattes und des ersten Blattes. — Die seitliche Stellung des immer nur in Einzahl auftretenden Vorblattachselsprosses der Knospen war ein weiteres Kennzeichen der Zweiwertigkeit. — In der Mehrzahl der Fälle war die adaxiale Vorblattmitte gefäßbündelarm bis ganz gefäßbündelfrei. Wo auch hier welche vorhanden waren, wie bei den großen Infloreszenzvorblättern von Zea und Coix, waren dennoch die seitlichen durch frühzeitige Anlage und stärkere Entwicklung vor den übrigen bevorzugt. Das Auftreten einer starken Mittelrippe an der Palea superior von Oryza und Leersia konnte als Ausnahmefall auf Grund besonderer räumlicher Entwicklungsverhältnisse zurückgeführt werden.

Spadiciflorae.

Die Vorblätter der im Winkel von 90° mit ihrer Achse zur Hauptsache gelegenen Knospen von Rhapis (Palmae) und Typha sind als einwertig anzusehen.

Araceae. Das Laubblattvorblatt, aber auch das Niederblattvorblatt von Acorus Calamus, ersteres mit verschoben median gelegenem Achselsprosse, müssen als einwertig angesehen werden. An-

thurium Grusonii bleibt unentschieden. Die transversale Stellung des auf das Vorblatt folgenden Blattes fand ich als einziges Kriterium der Zweiwertigkeit vorhanden. Das Auftreten eines ausgesprochen seitlichen Vorblattes bei Pothos neben typisch adossierten und Übergangsformen mit ungleich entwickelten Kielen legen die Annahme nahe, das adossierte als Verwachsungsprodukt zweier seitlicher Anlagen anzusehen, von denen sich bisweilen nur eine entwickelt. — Das Vorblatt von Calla stellt unzweifelhaft ein Verwachsungsprodukt dar, das sehr auffallend bei Calla palustris an den zwei Laminarrudimenten und der Superposition des ersten Blattes nach dem Vorblatte zu erkennen ist. Auch das Vorblatt von Philodendron ist zweiwertig auf Grund deutlicher Zweizipfeligkeit in jüngeren Stadien und der Stellung der Achselsprosse vor einem der Kiele.

Enantioblastae.

Commelinaceae. Das vegetative Vorblatt von Tradescantia muß wegen der seitlichen Stellung seines Achselsprosses als zweiwertig angesehen werden. Die Rückbildung des einen Kieles bei den adossierten Infloreszenzvorblatte von Tr. geniculata bildet einen deutlichen Übergang zu den seitlichen Vorblättern innerhalb der Doppelwickel von Tr. virginica und Rhoeo. — Mayaca (Mayacceaae) besitzt an den vegetativen Knospen zwei grundständige Laubblätter. — Das Laubblattvorblatt von Eriocaulon kann nur als ein einheitliches Blattgebilde aufgefaßt werden. — Bei Elegia (Restionaceae) zeigt das Infloreszenzvorblatt wie bei dem von Tradescantia geniculata eine Rückbildung der einen Vorblatthälfte. Dasselbe kommt beim vegetativen Vorblatt durch ungleiche Ausbildung der Kiele zum Ausdruck.

Liliiflorae.

Bei Tofieldia (Colchicaceae) muß auf Grund der Superposition des ersten Blattes und der deutlichen Zweizipfeligkeit eine Doppelwertigkeit des Vorblattes angenommen werden. — Bei Scilla (Liliaceae) deuten die transversale Blattstellung, die Ungleichheit der Kiele, der Vergleich mit dem einen seitlichen Blütenvorblatt daraufhin, für das vegetative Zweiwertigkeit anzunehmen. — Convallariaceae. Polygonatum besitzt ein seitliches Vorblatt. — Bei Convallaria ist das adossierte Vorblatt analog dem von Pothos nicht als einwertig anzusehen. Neben medianer Distichie kommen Übergänge bis zu ausgesprochen transversaler Distichie vor zusammen mit zunehmender Ungleichheit der beiden Vorblattkiele. Das adossierte Vorblatt von Paris, das sich neben zwei

vollständig getrennten findet, ist unzweifelhaft Verwachsungsprodukt, ebenso das von Asparagus Sprengeri auf Grund des Auftretens der beiden Achselprodukte und des Vergleiches mit den zwei getrennten Vorblättern von Asparagus officinalis. — Smilaceae. Wegen der Superposition des ersten Blattes muß das Vorblatt von Smilax als doppelwertig angenommen werden. Dem widerspricht nicht, daß neben medianer Distichie transversale vorkommt. — Yucca (Dracaeneae) hat ein seitliches Vorblatt. Die im Winkel von 90° mit ihrer Achse zur Hauptachse stehenden Knospen von Cordyline haben einheitliche erste Blätter. Ebenso die in gleicher Weise zur Hauptachse stehenden Knospen von Geitonoplesium. — Bei Eichhornea (Pontederiaceae) muß das den Laubblättern sehr ähnlich gestaltete Vorblatt als einheitliches Gebilde aufgefaßt werden. — Amaryllideae. Das erste Blatt der vegetativen Seitensprosse ist zweifellos einheitlich. Wo die Spatha geschlossen auftritt, wie bei Galanthus und Leucojum, ist sie offenkundig Verwachsungsprodukt. Die Einzelblüten haben nur ein seitliches Vorblatt. — Bei Tacca (Taccaceae) besteht die Spatha aus zwei getrennten Blättern. Innerhalb der Infloreszenz ist auch nur ein seitliches Vorblatt entwickelt. — Das vegetative Vorblatt von Ananas (Bromeliaceae) läßt die Frage unentschieden. — Iridaceae. Das vegetative Vorblatt läßt hier ebenfalls keine Deutung zu. Die Blattstellung schwankt zwischen 180° und 90°. Das Inflorenzvorblatt kann auf Grund der seitlichen Stellung seines Achselsprosses als zweiwertig angesehen werden. — Die vegetativen Knospen von Dioscorea (Dioscoreaceae) beginnen mit zwei grundständigen Laubblättern, die Blüten mit einem seitlichen Vorblatte.

Scitamineae.

Das Vorblatt der im Winkel von 90° zur Hauptachse stehenden vegetativen Knospen von Musa ist einwertig. — Zingiberaceae. Die vegetativen Vorblätter von Zingiber und Costus sind entschieden einwertig. Das Infloreszenzvorblatt aber ist wegen der seitlichen Stellung seines Achselsprosses als zweiwertig anzusehen. Seine seitliche Verschiebung bei Zingiber deutet hin auf die Verhältnisse bei Costus, wo nur ein seitliches Vorblatt vorhanden ist. Das vegetative Vorblatt der im $< 90°$ zur Hauptachse stehenden Knospe von Canna ist einheitlich. Das Grundvorblatt der Bereicherungssprosse der Infloreszenz läßt sich nur auf Grund des Vergleiches mit dem seitlichen Vorblatt der Einzelblüten als zweiwertig deuten. — Marantaceae. Die

Infloreszenzvorblätter von Maranta und Canna mit ihren beiderseitigen Achselsprossen sind entschieden zweiwertig.

Orchidaceae.

Das adossierte Vorblatt von Spiranthes scheint eher einwertig als zweiwertig zu sein. Dasjenige von Microstylis ist auf Grund der Superposition des ersten Blattes sowie deutlicher Zweizipfeligkeit entschieden zweiwertig. Am meisten verbreitet bei den Orchideen ist das seitliche Vorblatt, das infolge Verwachsung seiner Ränder und adaxialer Abplattung in der Gestalt einem adossierten sehr ähnlich werden kann. Entscheidend ist in diesen Fällen die seitliche Lage des oft einzigen Gefäßbündels und die transversal zweizeilige Stellung der folgenden Blätter.

Nach dem Beobachteten treten die Kriterien, die für die Einwertigkeit des Vorblattes von Bedeutung sind, zurück hinter den für die Zweiwertigkeit geltenden. Vor allem kommt der medianen Zweizeiligkeit nicht die Wichtigkeit zu, die ihr die Bravais (1837), Röper (1843), Eichler (1875), Pax (1890) gegeben haben, die gerade darin den Hauptbeweis für die Einheit des Vorblattes sehen. In den untersuchten Fällen trat regelmäßige mediane Alternation seltener auf als Zwischenstellung zwischen 180° und 90°. In der häufigsten Zahl der angeführten Fälle fand sich transversale Distichie, und wo diese vorkommt, wird sie mit größerer Konstanz festgehalten als die mediane. So z. B. innerhalb der großen Familie der Gräser. Hier fand sich, mit Ausnahme der Infloreszenzknospen von Zea, keine Verschiebung der Blattstellung. — Das andere wichtige Kriterium der Einwertigkeit des Vorblattes, die mediane Stellung seines Achselsprosses, fand ich nur in einem Falle verwirklicht, bei Acorus Calamus, wo eine Einwertigkeit des Laubblattvorblattes nicht bezweifelt werden konnte; sonst in keinem der untersuchten Fälle. Wo diese bisher auf Grund der fertigen Verhältnisse, wie bei Iris, angenommen wurde, konnte an jungen Stadien nachgewiesen werden, daß hier späterhin Verschiebungen stattgefunden haben. — Besondere Erwähnung verdient noch das Auftreten eines seitlichen Vorblattes neben einem adossierten, wie es sich bei Rhoeo, den Amaryllideen, den Marantaceen an den Einzelblüten bei adossiertem, zweikieligem Grundvorblatte der Infloreszenz findet. Diese Tatsache läßt sich gut mit der Annahme eines zweiwertigen Grundvorblattes in Einklang bringen, zumal sich in allen diesen Fällen in der meist doppelten Fertilität desselben ein deutliches Kriterium hierfür fand. An den Einzelblüten muß dementsprechend das zweite

Vorblatt als geschwunden angesehen werden. Auch die Fälle von Pothos und Convallaria gehören hierher, wo das vegetative Vorblatt bald als adossiertes, bald als seitliches auftritt und sich dazwischen asymmetrische Übergangsformen mit einseitig stärker entwickeltem Vorblattkiele findet. Niemals fand sich in diesen Fällen die adaxiale Mittelpartie an Stelle des schwindenden Kieles besser entwickelt, wie es doch bei Annahme eines einwertigen Vorblattes unter diesen günstigeren Raumverhältnissen zu erwarten wäre. Werden auch hier zwei seitliche Vorblattanlagen angenommen, von denen sich bisweilen nur eine entwickelt, ist dies eher verständlich.

Was die morphologische Ausgestaltung anbetrifft, so ist das vegetative Vorblatt in der Regel Niederblatt von geringer Größe. Nur bei den Araceen, wo ja auch die übrigen Blätter meist gewaltige Ausdehnung besitzen, fand ich es auffallend groß am größten bei Philodendron. Offenbar besteht außer dieser Beziehung zwischen der Vorblattgröße und der der übrigen Blätter im allgemeinen noch eine besondere in bezug auf die nächstfolgenden. Schließen sich Niederblätter an das Vorblatt an und ist der Übergang zu den Laubblättern ein allmählicher, bleibt das Vorblatt auffallend klein. So bei Juncus und manchen Gräsern. Fehlen die Niederblätter und Übergangsformen und folgen gleich Laubblätter, wird das Vorblatt verhältnismäßig groß, wie z. B. bei Scirpus. Auch Philodendron, wo nur das einzige Laubblatt auf das Vorblatt folgt, muß hier angeführt werden. In der Mehrzahl der Fälle ist das vegetative Vorblatt trockenhäutig, mit wenig Chlorophyll, so bei den Helobiern, bei den Gramineen, bei Paris und Asparagus, bei den Orchideen. Versklerenchymt, derbwandig ist es bei Juncus, Scirpus, Cyperus, Carex, Anthurium, Pothos, Iris, stark verkieselt bei Bambus, interzellularenreich bei den Gramineen Phragmites, Oryza, Phalaris, bei Acorus, Calla, Philodendron, dickfleischig-weiß bei Scilla, Polygonatum, Convallaria. —

Übergangsformen zum voll entwickelten Laubblatt bildet das chlorophyllhaltige Vorblatt von Fuirena mit der Ligularbildung, das mit zwei Laminarrudimenten versehene, chlorophyllhaltige Vorblatt von Calla palustris und das eine verkümmerte Lamina besitzende von Eichhornea azurea. —

Endlich tritt das Vorblatt als voll entwickeltes Laubblatt auf, auf das die Bezeichnung Vorblatt zum Unterschied gegenüber den folgenden Blättern eigentlich nicht mehr paßt, des Vergleiches mit den übrigen

Vorblattformen wegen aber hier beibehalten worden ist. Hierbei muß unterschieden werden, ob bei allen Knospen Laubblattvorblätter vorkommen oder nur in Einzelfällen. Bei allen Achselknospen von Najas ist das eine Vorblatt Laubblatt, das zweite der tieferen Sprosse, das einzige der höheren. Alle vegetativen Zweige von Mayaca und Dioscorea besitzen zwei grundständige Laubblätter. In Fällen, wo in der Regel Niederblattvorblätter gebildet werden und nur vereinzelte Laubblattvorblätter auftreten, finden sich diese nur in höheren Blattachseln, meist in den obersten oder vorletzten an den sogenannten Forsetzungssprossen, so bei Triglochin, Acorus Calamus, Eriocaulon und Convallaria.

Das Infloreszenzvorblatt ist in der Regel zarthäutiger als das vegetative, weißlich, bisweilen von derselben Farbe wie die Blüte, so bei Scilla. Bei den Amaryllideen ist es derb und grün. Seine Größe ist der der Blüte entsprechend.

In biologischer Beziehung ist das adossierte Vorblatt in den meisten Fällen ein wirksamer Knospenschutz, indem es als erstes, den übrigen in der Entwicklung vorauseilendes Blatt die junge Knospe mit mehr oder weniger derber Hülle vollständig einschließt. Seine endgültige Größe kommt hierbei nur insofern in Betracht, als es je größer und kräftiger es entwickelt ist, desto längere Zeit die heranwachsende Knospe schützend umhüllt, wie z. B. bei den Araceen. Nur in wenigen Fällen fand ich den Knospenschutz von dem, resp. den folgenden Blättern übernommen, so bei Ruppia und der Infloreszenzknospe von Diplacrum. — Bei zwei Vorblättern dient häufig das erste im besonderen als Knospenschutz, indem es allein die junge Knospe umschließt, so bei Hydrocharis, Limnobium, Dioscorea, Mayaca. In anderen Fällen sind beide Vorblätter gleichmäßig beteiligt, wie bei Najas, bei Vallisneria, bei Elodea, an den Infloreszenzknospen von Scirpedendron und Mapania, der Amaryllideen. Die rudimentären Vorblätter von Paris und Asparagus kommen als Knospenschutz kaum in Betracht und scheinen vielmehr der Raumausfüllung zu dienen, was besonders bei Paris zu erkennen ist. — Auch das einzelne, seitliche Vorblatt kann einen wirksamen Knospenschutz bilden, so besonders bei den Orchideen, auch bei Hydrilla, weniger bei Stratiotes und Costus und den Einzelblüten der Amaryllideen.

III.

Im Anschluß hieran seien noch einige Versuche erwähnt, die sich

mit der Frage beschäftigen: ist es möglich, als Niederblätter auftretende Vorblätter zu Laubblättern zu entwickeln?

Da nach Goebel (1880) die Umbildung der Blattanlage zum Niederblatt auf einer sehr frühen Stufe vor sich geht, war es nötig, auf jüngste Knospenanlagen eine Beeinflussung auszuüben. Dies geschah durch vorsichtiges Entgipfeln der Sproßenden, wodurch die zunächst dem Gipfel stehenden, jüngsten Knospen zum Austreiben veranlaßt werden sollten.

Ein Teil der Versuche wurde an Keimpflanzen von Asparacus Sprengeri gemacht. Entgipfelung an etwas älteren, 10—15 cm hohen Pflanzen war ohne Erfolg.

Am 14. Februar ausgesäte Samen von Asp. Sprengeri wurden ins Warmhaus gestellt, und am 6. März ein noch unverzweigter Sproß entgipfelt. Am 13. März war die Knospe unterhalb der Entgipfelungsstelle zu einem Langtrieb ausgewachsen. Ihr Vorblatt war über doppelt so groß wie das normale, zeigte sich aber in seiner anatomischen Beschaffenheit nicht verändert.

Keimpflanzen, die am 1. Mai ausgesät, am 17. Mai entgipfelt und dann unter eine Glasglocke an einen schattigen Ort des Warmhauses gebracht worden waren, zeigten ein Ergrünen der ganzen Pflanze, des sonst braunen Stengels, des trockenhäutigen Deckblattes und Vorblattes und eine starke Vergrößerung dieser, aber auch hier keine anatomischen Veränderungen des Vorblattes.

Ein Entgipfelungsversuch im Freiland am 11. Mai an einem 21 cm hohen unverzweigten Sproß von Asparagus officinalis zeigte am 24. Mai ein Austreiben des Seitenzweiges unterhalb der Entgipfelung und eine geringe Vergrößerung der Vorblätter gegenüber den normalen, sowie ein Ergrünen derselben. Sonst zeigten sich keine Veränderungen.

Weitere Versuche wurden an Gräsern ausgeführt, vor allem an den unterirdischen Ausläufern von Agropyrum repens.

Ganze Pflanzen von Agropyrum repens wurden am 10. Mai in Töpfe mit Mistbeeterde gepflanzt, nachdem die Ausläufer vorsichtig entgipfelt worden waren. Nach einigen Tagen wurden sie gemäht. Hordeum bulbosum, Festuca glauca, Cynosurus cristatus wurden gleichfalls eingepflanzt und etwas später gemäht. Doch zeigten sich bei der Untersuchung am 16. Juni keine auffallenden Vorblattbildungen.

Eine am 18. Juli in ein Mistbeet gebrachte Pflanze von Agropyrum repens, die später wiederholt abgemäht wurde, zeigte bei der Untersuchung am 10. Oktober an einer Halmknospe ein auffallend großes

Vorblatt, dessen Größe 3,8 cm gegenüber 2,2 cm des Vorblattes an der Kontrollpflanze betrug.

Ferner wurden Ausläufer von Agropyrum repens am 29. Mai entgipfelt und in eine feuchte Kammer im Laboratorium ans Licht gestellt. Am 4. Juni beobachtete ich, daß das Vorblatt an der sich entwickelnden Knospe unterhalb der Entgipfelungsstelle ergrünt war und eine derbere Beschaffenheit angenommen hatte als das normale. Am nicht entgipfelten Kontrollrhizom trieben die Seitenknospen nicht aus.

Der Kontrollversuch im Dunkeln am 9. Juni zeigte am 15. Juni nur ein derbwandigeres Vorblatt an der obersten, sich entwickelnden Seitenknospe gegenüber den normalen. Die Kontrollpflanzen zeigten auch hier kein Austreiben der Knospen.

Am 2. Juni wurde derselbe Versuch im Südkulturhaus wiederholt. Das ganze Rhizom ergrünte, ebenso das Vorblatt unterhalb der Entgipfelungsstelle, das zugleich derber und größer geworden war als die Vorblätter kräftiger Achselsprosse eines normalen Halmes. Sonst aber wies es keine anatomischen Veränderungen auf. An nicht entgipfelten Rhizomen war kaum eine Weiterentwicklung der Seitenknospen zu beobachten.

Versuche in feuchter Kammer an abgeschnittenen Internodien verschiedener Gräser, um die hier befindlichen, für gewöhnlich nicht austreibenden Knospen zur Entwicklung zu bringen, waren ohne Erfolg. Die Halmstücke vertrockneten.

Die Versuche ergeben, daß wohl eine geringe Beeinflussung der Vorblattentwicklung möglich ist, indem das Vorblatt unter günstigen Bedingungen zu stärkerer Entwicklung und Ergrünung gebracht werden kann. Aber eine eigentliche Weiterentwicklung auf eine höhere Ausbildungsstufe konnte nicht erzielt werden. Die Umbildung zum Niederblatt geschieht hier offenbar auf so frühem Stadium, daß eine Beeinflussung nach der Richtung hin nicht möglich ist.

Kurze Übersicht der Hauptergebnisse.

In bezug auf die Hauptfrage hat sich ergeben, daß in den meisten Fällen eines adossierten, zweikieligen Vorblattes doppelte Vorblattanlage anzunehmen ist. Die Verschmelzung zu einem Blatte kann so frühzeitig geschehen und so vollständig sein, daß das Vorblatt durchaus als einheitliches Blattgebilde auftritt und als solches gerechnet wird. In solchen Fällen bleibt häufig nur der Vergleich mit zweiwertigen Vorblättern derselben oder einer nah verwandten Pflanze als einziges der eingangs erwähnten Kriterien übrig. Ausgenommen hiervon muß das erste Blatt

derjenigen Knospen sein, die mit ihrer Achse im Winkel von 90° zur Hauptachse stehen. Wenn auch, wie in einzelnen Fällen nachgewiesen werden konnte, die erste Anlage dieser Vorblätter normal adossiert ist, sind sie doch späterhin so anderen Bedingungen unterworfen, die ganze Knospe bleibt in ihrer Entwicklung zurück, so daß sich keine Anhaltspunkte in betreff der Hauptfrage ergeben. Das erste Blatt in seiner den folgenden meist vollständig gleichen Ausbildung muß hier vielmehr als einheitliches Blatt angesehen werden. Ebenso sind in den untersuchten Fällen die als vollständige Laubblätter entwickelten Vorblätter als einheitliche, den folgenden Blättern durchaus analoge Blattgebilde zu betrachten. Immerhin kann aber als Hauptergebnis der Untersuchungen das typisch-adossierte, zweikielige Vorblatt als ein den beiden Vorblättern der Dikotylen homologes Verwachsungsprodukt angesehen werden.

In bezug auf seine morphologische Ausgestaltung durchläuft das Vorblatt alle Stufen der Blattentwicklung vom Niederblatt bis zum vollentwickelten Laubblatt. — In biologischer Beziehung dient es mit vereinzelten Ausnahmen als Knospenschutz. — Experimentell gelang es nicht, es vom Niederblatt zu einer höheren Ausbildungsstufe zu bringen. Es konnte nur eine geringe Beeinflussung in bezug auf Größenentwicklung und stärkerer Ergrünung erzielt werden.

Zum Schlusse möchte ich meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimrat von Goebel, für seine gütige Hilfe und stete Anregung meinen herzlichen Dank aussprechen.

Literatur.

Bernatzky, Liliaceae. Lebensgesch. d. Blütenpfl. Lief. Bd. XXI, Abt. 3, 1914.

Braun, A., Verjüngung in der Natur. 1851. — Individuum der Pflanze. 1853. — Über das Vorkommen mehrerer Hüllblätter am Kolben von Arum macul., Calla palustris L. und Richardia africana Knuth. Verhandl. d. bot. Vereins f. d. Provinz Brandenburg, I, 1859.

Bravais, L. u. A., Essai sur la disposition symétrique des infloresc. Ann. d. Sc. nat., Serie II, Tome VII, 1837.

Bremekamp, C. E. B., Der dorsiventrale Bau des Grashalmes nebst Bemerkungen über die morphologische Natur seines Vorblattes. Recueil d. travaux bot. néerlandais, Vol. XII, Livraison 1/2, 1915.

Buchenau, F., Der Blütenstand der Juncaceen. Pringsheim, IV, 1865. — Alismataceae. Engler's Pflanzenreich, Heft 16 (IV, 14, 15, 16), 1903.

Caspary, Die Hydrilleen. Pringsheim, I, 1858.

Deinega, Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte des Blattes und der Anlage der Gefäßbündel. Flora 1898.

Dodel-Port, A. u. C., Anatomisch-physiologischer Atlas der Botanik für Hoch- und Mittelschulen.

Döll, J. Ch., Rheinische Flora, 1843. Flora von Baden, 1857.

Dutailly, Sur la préfeuille des Graminées. Bull. de la Soc. Linn. de Paris 1879.

Eichler, A. W., Über den Blütenbau von Canna. Bot. Ztg. 1873. — Blütendiagramme, 1875. — Beiträge zur Morphologie und Systematik der Marantaceae. Abhandl. d. Königl. preuß. Akad. d. Wissensch. zu Berlin vom Jahre 1883/84.

Engler, A., Vergleichende Untersuchungen über die morphologischen Verhältnisse der Araceae. Nova Acta Acad. Leop. Carol., Nat. Cur. XXXIX, 1876.

Goebel, K., Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Blattes. Bot. Ztg. 1880, Nr. 45—50. — Beiträge zur Entwicklung einiger Infloreszenzen. Pringsheim, XIV, 1884. — Bemerkungen über die Ährchen einiger Javanischer Cyperaceen. Ann. du Jardin de Buitenzorg, VII, 1888. — Ein Beitrag zur Morphologie der Gräser. Flora 1895. Ergänzungsband. — Organographie, I, 1898. — Zur Biologie der Malaxideen. Flora 1901, Bd. LXXXVIII. — Morphologische und biologische Bemerkungen, 16. Die Knollen der Dioscoreen und die Wurzelträger der Selaginellen, Organe, welche zwischen Wurzeln und Sprossen stehen. Flora 1905. Ergänzungsband. — Organographie, I, 1913.

Horn, Zur Entwicklung von Elodea canadensis. Archiv f. Pharmazie 1872.

Irmisch, Th., Zur Morphologie der monokotylen Knollen- und Zwiebelgewächse 1850. — Über die Infloreszenz der deutschen Potameen. Flora 1851, Nr. 6. — Beiträge zur Biologie und Morphologie der Orchideen, 1853. — Über Smilacina bif. Desf., Convallaria maj. L., Conv. Polygonatum L., Conv. vert. L. und Paris quadr. L. Beitr. z. vergl. Morph. d. Pfl., Abt. 3, 1856. — Amaryllideen. Beitr. z. Morph. d. monok. Gewächse, 1860. — Ein kleiner Beitrag zur Naturgeschichte der Microtylis monophylla. Flora 1863, Nr. 1. — Beiträge zur Naturgeschichte des Stratiotes Aloides. Flora 1865, Nr. 6. — Beitr. z. vergl. Morph. d. Pfl., Abt. 5. Über einige Aroideen, 1874.

de Jussieu, Ad., Sur les Embryons monocotylédonés. Compt. rend. d. scéances de l'Acad. d. Sc. Paris, Tome IX, 1839.

Kubin, Entwicklung von Vallisneria spiralis. Hanstein's bot. Abhandl., 3, 1878.

Magnus, Beiträge zur Morphologie der Gattung Najas, 1870.

Müller, F., Blütenpaare der Marantaceae. Ber. d. D. bot. Gesellsch. 1885.

Pax, F., Allgemeine Morphologie der Pflanzen, 1890.

Pfitzer, Grundzüge einer vergleichenden Morphologie der Orchideen, 1881.

Raunkiaer, De Danske Blomsterplanters.

Röper, J., Zur Flora Mecklenburg's, 1843.

Rohrbach, Beitrag zur Kenntnis einiger Hydrocharitaceen. Abhandl. d. Naturw. Gesellsch. zu Halle, Bd. XII, 1871.

Sargant, E., A theory of the origin of Monocotyledons, founded on the structure of their seedlings. Ann. of Botany, Vol. XVII, Nr. 65, Jan. 1903.

Schumann, K., Neue Untersuchungen über den Blütenanschluß, 1890. — Sproß- und Blütenentwicklung von Paris und Trillium. Ber. d. D. bot. Gesellsch. 1893. — Sproß- und Blütenentwicklung in der Gattung Crocus nebst einigen Bemerkungen über die Gipfelblüte. Bot. Ztg. 1894. — Marantaceen. Engler's Pflanzenreich, Heft 11 (IV, 48), 1902.

van Tieghem, Morphol. de l'Embryon et de la Plantule chez les Graminées et les Cyperacées. Ann. de Sc., Série 8, Tome III, 1897.

Wydler, H., Morphologische Notizen. Flora 1854, Nr. 4.

Ninhydrin als mikrochemisches Reagens auf Aminosäuren.

Von **Oscar Loew**.

Das von Ruhemann[1]) im Jahre 1910 zuerst dargestellte Triketo-Hydrindenhydrat oder Ninhydrin wurde von ihm als Reagens auf α-Aminosäuren erkannt. Diese liefern selbst bei großer Verdünnung beim Kochen mit Ninhydrin eine blaue Färbung. Abderhalden[2]) hat von dieser Reaktion bei Prüfung tierischer Flüssigkeiten Gebrauch gemacht. Er löste 0,1 g Ninhydrin in 30 ccm Wasser und fügte 1—2 Tropfen zu 1 ccm der zu prüfenden Flüssigkeit und kochte. Die Lösung muß neutral reagieren, weil sowohl Säuren als Alkalien die Reaktion hemmen oder vernichten. Er fand, daß Glycocoll noch bei einer Verdünnung von 1:65000, Leucin bei 1:25000, Glutaminsäure bei 1:22000, Asparaginsäure 1:19000, Phenylalanin bei 1:26000, Histidin bei 1:79000, Aminobuttersäure bei 1:16000 noch eine blaue Färbung liefern.

Es ergab sich nun die Frage, ob diese Reaktion nicht auch für pflanzenmikrochemische Zwecke verwendet werden könnte und ob diese Unterschiede nicht noch bedeutender ausfallen würden, wenn die Reaktion bei gewöhnlicher Temperatur einsetzen würde. In der Tat beobachtete ich hier bedeutende Unterschiede. Mit einer Lösung von 0,1 g Ninhydrin und 10 ccm Wasser liefern bei Zimmertemperatur Aminoessigsäure, Alanin, Leucin und Histidin schon in 15 Minuten eine ziemlich starke blaue Färbung, Lysin und Arginin in etwa 20 Minuten, Asparaginsäure und Glutaminsäure in etwa 2 Stunden, Phenylalanin in 3 Stunden; Tyrosin aber reagiert selbst nach 24 Stunden nicht. Von

---

1) Chem. Zentralbl. 1910, II, pag. 813. Das Ninhydrin entspricht der Strukturformel $C_6H_4\left<{}^{-CO}_{-CO}\right>C\left<{}^{OH}_{OH}\right.$

2) Zeitschr. physiol. Chem. 72, pag. 37 und 85, pag. 143. Ich habe gezeigt, daß Ninhydrin ein allgemeines Gift ist. Biochem. Zeitschr., Bd. IXLX, pag. 111.

3) Zwar geben auch Milch, Speichel und Eierklar auch die blaue Reaktion, wofür jedoch Spuren vorhandener Aminosäuren verantwortlich zu sein scheinen.

wesentlicher Bedeutung ist hierbei jedenfalls der verschiedene Energiegehalt in der Aminogruppe.

Asparagin, welches ein Amid einer Aminosäure ist, liefert nur eine rötlich-gelbe Färbung, die für mikrochemische Zwecke zu schwach ist. Beim Kochen wird die Färbung tiefrotbraun.

Bei Verwendung des Ninhydrin zu mikrochemischen Zwecken, um eine Eiweißzersetzung zu erkennen, ist daher festzuhalten, daß eine bei gewöhnlicher Temperatur im Laufe von 1—2 Stunden einsetzende Bläuung von Schnitten auf verschiedene Aminosäuren deuten kann, nicht aber auf Tyrosin und Asparagin. Da nun beim Eiweißzerfall das Leucin in besonders bedeutender Menge häufig auftritt, so dürfte jene Reaktion nicht selten wesentlich auf Leucin zu deuten sein. Das Zein, ein Proteinstoff der Maiskörner, liefert z. B. nach Osborne bei der Spaltung 19,55% Leucin. Da ferner bei Schnitten durch angekeimte Maiskörner die blaue Reaktion schon bei gewöhnlicher Temperatur nach 1—2 Stunden eintritt und zwar wesentlich in der Randzone des Scutellums, so dürfte die Bläuung zum größten Teil wohl dem Leucin zuzuschreiben sein.

Schnitte durch den Stengel von Lupinenkeimlingen, welche mit Ninhydrinlösung auf dem Objektträger kurz erwärmt werden, zeigen eine intensiv blaue Reaktion, ebenso Schnitte durch Kotyledonen dieser Keimlinge[1]). Schnitte durch ausgewachsene Blätter liefern die Reaktion gewöhnlich nicht, dagegen häufig solche durch junge Blätter, wobei besonders in den Blattnerven die blaue Färbung erscheint. Unreife Früchte von Lilium geben intensive Reaktion. Algen, wie Spirogyra und Oedogonium, geben bei gewöhnlicher Temperatur keine Spur von Reaktion und ebensowenig beim Kochen[2]). Wenn die Algen jedoch 5 Tage im Dunkeln verweilt haben und dadurch eine Zersetzung von gelöstem Reserveeiweiß beim Aushungern eingetreten ist, so erhält man beim Auskochen dieser Objekte mit wenig Wasser eine schwach blaue Reaktion in diesem mit Ninhydrin[3]).

---

1) Hierbei zeigen auffallenderweise auch die Zellmembranen eine starke Bläuung, was mehrere Ursachen haben könnte.

2) Nur einmal habe ich bei einem Kerne von Spirogyra bei gewöhnlicher Temperatur mit Ninhydrin eine langsam eintretende Bläuung bemerkt, habe aber diese Beobachtung später nicht mehr machen können.

3) Ninhydrin liefert beim Erhitzen auch mit Zuckerarten eine blaue Reaktion, aber nur bei Gegenwart von Ätzalkalien, während bei Gegenwart von Alkalikarbonaten eine kirschrote Färbung entsteht. Diese Reaktion hat aber keine besonderen Vorteile vor der Fehlings-Lösung.

Da die bei der Eiweißzersetzung erzeugten Aminosäuren bei ihrem Transport in der Pflanze allmählich der Oxydation unterliegen, wobei jedoch der Stickstoff derselben als Ammoniak frei wird, das entweder direkt zur Bildung von Eiweißstoffen dient oder einstweilen in der Form von Asparagin gespeichert wird, so kann man bei ein und demselben Objekt die Reaktion nur in einem ganz gewissen Stadium erhalten; denn Asparagin liefert ja die blaue Reaktion nicht, ebensowenig die reinen Proteinstoffe der Zellen. Die längere Einwirkung des Reagens bei Zimmertemperatur hat den Vorteil vor dem Erhitzen, daß die Aminosäuren besser lokalisiert bleiben und nicht so rasch aus den ursprünglichen Zellen herausdiosmieren [1]).

---

1) Die zu meinen Versuchen nötigen Proben Histidin, Arginin und Lysin hat mir Herr Prof. Dr. Willstätter gütigst übergeben, wofür ich demselben auch an dieser Stelle meinen besten Dank ausdrücken möchte.

Über die Inhaltskörper der Myriophyllum-Trichome.

Von **Erna Janson.**

(Aus der biochemischen Abteilung des botanischen Institus München.)

Über die kugelförmigen Inhaltskörper der Trichome von Myriophyllum hat zuerst Vöchting, dann Raciborski[1]) Beobachtungen veröffentlicht. Vöchting beobachtete Löslichkeit in Kali, Glyzerin und Alkohol; ferner, daß die Kugeln in alten Zellen eine gelbliche Färbung annehmen. Raciborski fand sie löslich in starkem Ammoniak und in Eisessig, aber nicht in Salzsäure, Salpetersäure, Schwefelsäure und Pikrinsäure. Ferner beobachtete er eine Rotfärbung durch Vanillinsalzsäure. Er schließt, daß wahrscheinlich jene Kugeln aus einem Glukosid bestehen.

Ich habe zunächst die Reaktionen dieser Forscher wiederholt. Dabei wurde ich bald zu der Ansicht gedrängt, daß die Kugeln in den vorderen Zellen der Trichome sich in wesentlichen Punkten abweichend von denen in den Zellen der Basis verhalten, daß nämlich letztere die unveränderte, erstere die veränderte Substanz enthalten. So klären sich auch einige Widersprüche der erwähnten Forscher vollständig auf. Je nachdem die Beobachtung auf die basalen Zellen oder auf die gipfelständigen gerichtet wurde, konnte ein verschiedenes Resultat in die Erscheinung treten. Diese Verschiedenheit ist schon von Raciborski angedeutet, wenn auch nicht weiter verfolgt worden (l. c., pag. 349): „Der Inhalt der Bläschen, welcher lange farblos bleibt, bekommt mit dem Alter der Zellen, wahrscheinlich infolge eines Oxydationsprozesses, häufig eine gelbliche, manchmal fast braune Farbe, und verschwindet während des Zugrundegehens der Trichome, also gewöhnlich noch bevor die Blätter ausgewachsen sind. Die Bläschen schwinden in den einzelnen Trichomen in basipetaler Folge. In den untersten Zellen bleiben sie viel länger unverändert als in den oberen." Da Raciborski auch beobachtete, daß die Trichome in basipetaler Folge entstehen, so darf wohl gefolgert werden, daß die Kugeln in der Basis die jüngsten, zuletzt entstandenen, und die gegen die Spitze die älteren sind. Damit steht auch in Übereinstimmung, daß die letzteren häufig

1) Ber. d. D. botan. Ges., 1893, Bd. XI, Heft 5.

eine gelbe Färbung zeigen, während die ersteren noch vollständig farblos sind. Auch in Lichtbrechungsvermögen besteht ein ganz bedeutender Unterschied, den auch Raciborski bemerkt hat. Essigsäure verändert die Kugeln in der Spitze nicht, während die an der Basis sich zu kleineren Kugeln zusammenziehen. —

Die Behandlung mit Eisenvitriol gab eine starke Dunkelfärbung: Es befand sich also ein Gerbstoff in den Kugeln. Daraus braucht jedoch nicht zu folgen, daß Gerbstoff der eigentliche Bestandteil der Kugeln ist; schon eine geringe Beimengung zur Hauptsubstanz konnte die Färbung hervorgerufen haben. — In der Tat zeigte die Substanz der Kugeln im übrigen ein Verhalten, wie es Gerbstoff nun und nimmermehr zukommt. — Raciborski gibt zwar an, keine Gerbstoffreaktion erhalten zu haben, aber er benutzte als Reagens eine konzentrierte Eisenchloridlösung. Eine solche versagt aber sehr häufig infolge ihrer stark sauren Reaktion; Eisenvitriol bei Luftzutritt ist viel zuverlässiger, warauf Loew hingewiesen hat. — Eine Lösung von Vanillin in rauchender Salzsäure liefert eine kirschrote Färbung, welche früher oft auf Phloroglucin gedeutet wurde. Indessen gibt nicht nur freies Phloroglucin, sondern auch verschiedene seiner Verbindungen, dieselbe Färbung. Hierher gehört wohl in erster Linie das zu den Gerbstoffen gerechnete Maclurin, welches eine Verbindung von Phloroglucin mit Protocatechusäure ist. Nach Hartwich und Winkel geben überhaupt die Phloroglykotannoide mit Vanillinsalzsäure sofort jene intensiv rote Reaktion[1]. Zu den Verbindungen, welche Phloroglucin bei der Spaltung liefern, gehört auch das Phloretin, Quercetin und Hesperedin. Es gibt aber noch verschiedene andere Stoffe, die keine Phloroglucinderivate sind und doch eine rote Färbung hervorbringen, wenn auch meist langsamer und schwächer als Phloroglucin. Zu diesen gehören Resorcin, Brenzkatechin und das gewöhnliche Gallotannin. Es ist also wohl möglich, daß der mit Eisenvitriol nachweisbare Gerbstoff jener Kugeln auch die rote Reaktion mit Vanillinsalzsäure erzeugt hat.

Wie Vöchting habe auch ich beobachtet, daß Ätzkali die Kugeln löst; ebenso löst starkes Ammoniak, verdünntes jedoch nicht.

Bei längerer Beobachtung jener Inhaltskörper ergab sich eine kaum zu verkennende Ähnlichkeit mit den durch Coffein in Spirogyra und in Organen vieler höherer Pflanzen erzeugten Proteosomen, die Loew

---

1) S. ferner Tumann, Pflanzenmikrochemie, pag. 380. Es mag hier noch angeführt werden, daß auch die Gerbstoffschläuche in den Trieben von Rosa sich, wenn auch langsam, stark rot färben mit Vanillinsalzsäure.

und Bokorny beschrieben haben. Falls nun auch diese Kugeln aus labilem Eiweißstoff bestehen, so mußte eine schwache Basis in den Zellen gebildet worden sein, welche ähnlich wirkt, wie das Coffein bei der Proteosomen-Ausscheidung aus Spirogyra und anderen Objekten [1]. Nur schwache Basen können diese Eiweißstoffe in labilem Zustand aus den Vakuolen ausscheiden; Ammoniak und andere starke Basen produzieren zahlreiche kleine Granula, welche sich so rasch verändern, daß sie nicht mehr zu Kugeln verschmelzen können. Während die Kugeln in den basalen Zellen der Trichome frischen Proteosomen gleichen, ähnelten die Kugeln in den älteren Teilen der Trichome den koagulierten Proteosomen. Die koagulierten Proteosomen sind häufig, aber keineswegs immer, durch Vakuolisierung charakterisiert.

Diese Gesichtspunkte veranlaßten mich nun, das Verhalten bei höherer Temperatur gegen Alkohol von 20% und gegen Farbstoffe näher zu prüfen. Eine Jod-Jodkaliumlösung brachte eine Gelbfärbung bei den farblosen Kugeln an der Basis hervor. Mit Millons Reagens eine halbe Stunde im Wasserbad erhitzt, ergab sich eine rote Färbung sämtlicher Kugeln. Jedoch war diese nicht ganz entscheidend für die Eiweißnatur, weil Salpetersäure allein auch schon eine rötliche Färbung bewirkte [2]. Allein das ganze übrige Verhalten läßt an der Eiweißnatur keine Zweifel aufkommen.

Bevor ich die weiteren Beobachtungen erwähne, muß angeführt werden, daß die Myriopyllumblätter bei Behandlung mit 0,5% Coffeinlösung in allen Zellen des Blattparenchyms glänzende Kugeln liefern von etwa der gleichen Größe wie die ursprünglich in der Trichome vorhandenen, und daß ferner in den Basiszellen der Trichome neben den bereits vorhandenen Kugeln einige sehr kleine neu entstanden, während die abgestorbenen Zellen gegen die Spitze hin gar nicht reagierten. Es ist ferner vom Interesse, daß die Trichome von Myriophyllum prismatum, M. elatum und M. hippuroides drei ausländische Arten, die bei beschränkter Beleuchtung im Warmhause des botanischen Gartens gewachsen waren, völlig frei von Kugeln gefunden wurden, aber bei Behandlung mit Coffein solche in allen Zellen absonderten. Ich vermutete, daß unter diesen Wachstumsbedingungen

1) Um über Proteosomen selbst ein Urteil fällen zu können, habe ich mich eine Zeitlang mit den in Spirogyra und Paeonia mit Coffein erzeugten eingehend beschäftigt, nach der Schrift von O. Loew: „Die chemische Energie der lebenden Zellen, II. Aufl.“

2) Auch die Biuret-Reaktion wurde versucht, aber sie scheiterte an der Löslichkeit dieser Kugeln in Kali.

jene Basis nicht gebildet worden ist, die zur Abscheidung des labilen Eiweißstoffes notwendig ist[1]. Ich habe jedoch auch nach mehrwöchentlicher Kultivierung von Myriophyllum prismatum bei vollem Tageslicht keine Bildung von Kugeln in den Trichomen bemerkt.

Die natürlich vorhandenen Kugeln in unseren heimischen Arten, Myriophyllum spicatum und M. verticillatum verhielten sich folgendermaßen: 5 Minuten langes Erhitzen auf 56° brachte eine Koagulation der Kugeln hervor. Diese werden jetzt nicht mehr durch absoluten Alkohol zum Verschwinden gebracht. — Ohne vorhergehende Koagulation verschwinden die Kugeln in den Basiszellen jedoch auf Zusatz von absolutem Alkohol, die an der Spitze bleiben aber unverändert. — Dies Verschwinden ist keineswegs eine Lösung in Alkohol; wie gezeigt worden ist, wird durch den starken Alkohol zuerst rasch die Base entfernt, welche die Kugelausscheidung verursacht hatte, die Kugelform geht dabei in Verlust und der Eiweißstoff koaguliert dann in einer dünnen, schwer erkennbaren Schicht. Für die Richtigkeit dieser Auffassung spricht folgende Beobachtung: Werden die Trichome zunächst eine Stunde lang mit 20%igem Alkohol behandelt, so koagulieren die Kugeln in den basalen Zellen unter Vakuolisierung, und jetzt verändert der absolute Alkohol die basalen Kugeln ebensowenig wie die an der Spitze. Denselben Unterschied in ihrer Löslichkeit zeigen die frischen Kugeln einerseits, die koagulierten andererseits, gegen Glyzerin.

Eine weitere Entscheidung über die Natur dieser Veränderung der Kugeln brachte die Behandlung mit Methylgrün[2] und mit der Mischung von Ruzika[3]. Kleine Zweigteile von Myriophyllum wurden mehrere Stunden in einer hochverdünnten Lösung von Methylgrün belassen. Darnach fand sich, daß die Kugeln an der Spitze grün gefärbt waren, die an der Basis dagegen violett. Bei der gleichen Behandlung mit der Ruzika-Mischung ergab sich eine Blaufärbung der

---

1) Mit Alkohol läßt sich in der Tat eine alkaloidartige Substanz ausziehen, die von Phosphorwolframsäure bei Gegenwart von Salpetersäure gefällt wird.

2) Mosso hat Methylgrün verwendet zur Unterscheidung von lebendem und totem Protoplasma. Lebendes Protoplasma führt Methylgrün in Methylviolett über und färbt sich daher rot-violett, während totes den grünen Farbstoff unverändert aufnimmt.

3) Die Mischung von Ruzika besteht aus Neutralrot und Methylenblau. Aus dieser Mischung nimmt lebendes Protoplasma Neutralrot, totes Methylenblau auf. O. Loew hat gezeigt, daß frische Proteosomen sich diesen Farbstoffen gegenüber wie lebendes Protoplasma verhalten, die koagulierten Proteosomen wie totes Flora, Bd. IX, pag. 61.

Kugeln an der Spitze und eine Rotfärbung der Kugeln an der Basis. Nach dem hier beschriebenen Verhalten gegen höhere Temperatur, Alkohol von 20% und Säuren, ferner gegen Farbstoffe kann wohl kein Zweifel mehr bestehen, daß die Kugeln wesentlich aus einem Eiweißstoff bestehen, mit geringen Beimengungen von gerbstoffartigen Stoffen. Die Kugeln an der Basis bestehen in der Hauptsache noch aus einem labilen Eiweißstoff, die Kugeln in den älteren Zellen an der Spitze dagegen aus koaguliertem, inaktiv gewordenen Eiweißstoff [1]).

1) Die von Raciborski eingeführte Bezeichnung „Myriophyllin“ entspricht somit keinem chemischen Individuum.

Kann Hexamethylentetramin als Stickstoffquelle für pflanzliche Organismen verwendet werden?

(Aus der biochem. Abteilung des bot. Instituts München.)

Von **E. Tereg.**

Die vorstehende Frage ist von größerem Interesse, als es dem Uneingeweihten scheinen möchte; und zwar aus folgendem Grunde: Es ist Tatsache, daß bei der Lagerung des Stallmistes ein ganz bedeutender Stickstoffverlust stattfindet, denn das durch Fäulnisvorgänge erzeugte kohlensaure Ammoniak verflüchtigt sich zum Teil als solches, zum Teil wird der Stickstoff dieses Ammoniaks an der Oberfläche nitrifiziert, worauf eine Denitrifikation erfolgen kann unter Entwicklung von freiem Stickstoff. Letztere tritt besonders dann ein, wenn durch Regen der oberflächlich gebildete Salpeter in das Innere der Haufen hineingewaschen wird. Der Verlust von gebundenem Stickstoff nach Umwandlung in diese beiden Formen ist außerordentlich groß und soll nach Soxhlet für Bayern allein 66 Millionen Mark jährlich betragen. Es wurden schon verschiedene Vorschläge gemacht, die übliche Stallmistbehandlung durch eine rationellere zu ersetzen, einerseits durch Überdachung und Verhinderung des Zutritts von Regen, andererseits durch Aufstreuen von Superphosphat zur Bindung des sonst sich verflüchtigenden Ammoniaks, oder durch Zugabe von Gips, um das flüchtige kohlensaure Ammoniak in nichtflüchtiges schwefelsaures Ammoniak umzusetzen. Allein viele Landwirte stoßen sich noch immer am Kostenpunkt.

In neuester Zeit nun hat Rippert[1]) verdünnten Formaldehyd zur Bildung des aus Jauche und Stallmist sich verflüchtigenden Ammoniaks verwandt. Er beobachtete, daß gärender Rinderharn dabei sofort seinen Ammoniakgeruch verlor und die weitere Gärung gehemmt wurde, als 10% käufliches Formalin (entsprach ca. 3½% Formaldehyd) zugesetzt wurde. Weitere Versuche zeigten, daß schon 2%iges Formalin (ca. 0,7 % reiner Formaldehyd) hinreichten, die Harngärung zu sistieren. Die Kosten der Konservierung von einem Hektoliter Jauche berechnet Rippert auf 2—3 Mark. Von dieser Mischung

1) Flugbl. d. Deutsch. Landwirtsch Gesellsch., No. 41, 1916, pag. 794/99.

wurden je 100 ccm zu Gefäßdüngung verwendet und es ergab sich ein sehr günstiges Resultat mit weißem Senf als Kulturpflanze. Der Formaldehyd scheint also bei jenem Versuch völlig von Ammoniak gebunden worden zu sein, denn sonst hätten sich wahrscheinlich die Giftwirkungen des Formaldehyds gezeigt.

Es erhob sich nun die Frage, ob in diesen Versuchen wirklich die Verbindung von Formaldehyd mit Ammoniak als Stickstoffquelle gedient hat, oder ob noch vorhandener, unveränderter Harnstoff und andere Stickstoffsubstanzen von den Pflanzen verwendet wurden. Diese Frage ist sehr berechtigt, weil Formaldehyd mit Ammoniak ein ziemlich resistentes Produkt liefert, das keineswegs leicht seinen Stickstoff abspalten läßt; nämlich das Hexamethylentetramin, das nach folgender Gleichung gebildet wird:

$$6CH_2O + 4NH_3 = 6H_2O + \underset{\text{Hexamethylentetramin.}}{C_6H_{12}N_4}$$

Dieses Produkt hat den Charakter einer schwachen Base und wird bei gewöhnlicher Temperatur von verdünnten Alkalien und Säuren keineswegs angegriffen. Beim Kochen mit Schwefelsäure spaltet es unter Wasseraufnahme sich wieder in seine ursprünglichen Bestandteile. Nesslers Reagenz gibt mit der Base einen schwach gelblich gefärbten Niederschlag. Merkurinitrat (Millons Ragens) liefert selbst bei beträchtlicher Verdünnung des Hexamethylentetramins einen weißen Niederschlag, dgl. Phosphorwolframsäure und ebenso Silbernitrat, während Kupferazetat und Bleiessig keinen Niederschlag bewirken.

Es ist nun von Interesse zu beobachten, daß, während Formaldehyd selbst in der Verdünnung von 1:20,000 noch Giftwirkung auf niedere Organismen ausüben kann, eine Lösung von 1‰ Hexamethylentetramin selbst nach 4 Wochen nicht im mindesten schädlich auf Algen (Spirogyra, Cladophora, Mougeotia, Mesocarpus, Diatomeen) und Infusorien wirkt. Daraus geht hervor, daß, falls diese Zellen das Hexamethylentetramin als Nährstoff verwenden können, die Spaltung des Körpers entweder sehr langsam vor sich geht, oder eine weitere Verwendung der einzelnen Bestandteile Formaldehyd und Ammoniak sofort bei der Spaltung eintritt. Man kann sich denken, daß das Ammoniak sofort zur Eiweißbildung verwendet wird, während der Formaldehyd zu Zucker bzw. Stärkemehl kondensiert wird.

Vor allem aber ergab sich die Frage, wie sich das Hexamethylentetramin im Boden verhalten würde, denn ob die Bodenbakterien es leicht spalten und Stickstoff als Ammoniak freimachen würden, war keineswegs a priori anzunehmen. Um über diese Frage Aufschluß zu

erhalten, wurden 20 g Gartenerde mit 50 ccm einer 0,2%igen Lösung von Hexamethylentetramin übergossen und sich selbst überlassen. Nach 10 Tagen hatte eine ziemlich kräftige Ammoniakbildung stattgefunden, wie durch Nesslers Reagens festgestellt werden konnte. Diese nahm in der Folge bis zu einem gewissen Grade zu, worauf ein Stillstand eintrat. Deshalb ließ sich vermuten, daß neben der Ammoniakbildung eine Nitrifikation einherging, was sich auch bestätigt hat. Das Reagens von Grieß auf salpetrige Säure lieferte nicht nur eine rote Färbung, sondern einen recht erheblichen roten Niederschlag in einer abfiltrierten Probe jener Mischung. Jodkaliumstärkekleister gab in der angesäuerten Probe des Bodenfiltrats eine intensive Nitritreaktion. Diphenylaminschwefelsäure bewirkte mit einem Tropfen des Filtrats eine sehr intensive Blaufärbung. Letztere Reaktion wird aber sowohl von salpetriger als von Salpetersäure erzeugt. Ein Kontrollversuch ergab, daß nur Nitrit, kein Nitrat vorhanden war.

Allmählich machte sich in der ursprünglichen Lösung eine Gasentwicklung bemerkbar, die bei Bewegung des Gefäßes besonders stark hervortrat. Wie sich zweifellos ergab, enthielt das Gas Kohlensäure, denn ein durch Kalilauge von seinem Kohlensäuregehalt befreiter Luftstrom erzeugte nach dem Passieren der Mischung in Kalkwasser eine deutliche Trübung.

Somit folgt aus diesen Beobachtungen, daß das Hexamethylentetramin im Boden leicht einer Oxydation seines Kohlenstoffgehaltes unterliegt, wobei der Stickstoff jener Base als Ammoniak frei wird, das dann einer Nitrifikation unterliegt. Dieser Zersetzungsvorgang läßt sich durch diese Gleichung veranschaulichen:

$$C_6H_{12}N_4 + 6O_2 = 6CO_2 + 4NH_3.$$

Eine solche Oxydation dürfte auch an der Oberfläche von mit Formaldehyd behandelter Jauche und von Stallmist stattfinden, worauf in landwirtschaftlichen Betrieben zu achten wäre. Die weitere Beobachtung ergab, daß die Nitrifikation von einer allmählich zunehmenden Denitrifikation begleitet wurde, denn die Reaktion auf salpetrige Säure verschwand allmählich wieder; gleichzeitig hatte sich eine ziemlich bedeutende Gasentwicklung von freiem Stickstoff eingestellt. Diese Denitrifikation findet aber bekanntlich nur dann in ausgedehntem Maße im freien Lande statt, wenn der Wassergehalt des Bodens sehr bedeutend ist. Nach achtwöchentlichem Stehen der Mischung ergab die Reaktion mit Phosphorwolframsäure, daß noch ein Teil Hexamethylentetramin in der Lösung vorhanden war. Nun wurde die abfiltrierte Lösung mit dem gleichen Volumen Wasser verdünnt und 20 g frischer Boden zu-

gesetzt, jedoch war nach achttägigem Stehen keine weitere Veränderung wahrzunehmen. Diese Sistierung der Tätigkeit der Bodenbakterien gibt der Vermutung Raum, daß ein kleiner Anteil des Hexamethylentetramin durch gewisse Mikroben eine Spaltung in Formaldehyd und Ammoniak erfuhr und daß den Spuren gebildeten Formaldehyds jene Erscheinung zuzuschreiben war. In freiem Ackerboden würde jedoch diese Erscheinung sich nicht bemerkbar machen, weil der Boden so ausgiebig durchlüftet ist, daß Spuren abgespalteten Formaldehyds alsbald wieder oxydiert würden. In der Tat ergab ein Versuch mit Linum usitatissimum in Sandboden mit 0,26 ‰ Hexamethylentetramin, daß die Pflanzen sich durchaus normal bis zu Blüte und Frucht entwickelten.

Die Frage, ob Hexamethylentetramin von niederen Pilzen als Kohlenstoff- und Stickstoffquelle zugleich benutzt werden könnte, hatte ein negatives Resultat. Bei einem Versuch mit Bacillus subtilis, Micrococcus acidi lactici und Penicillium glaucum dagegen ergab sich ein lebhaftes Wachstum, wenn außer 0,07 %igem Hexamethylentetramin noch 0,2 % Natriumazetat in der Nährlösung vorhanden war. In diesem Falle also müßte das Hexamethylentetramin oxydiert worden sein, wobei der Stickstoff als Ammoniak verwendet wurde. Eine schädigende Wirkung, welche auf etwaige Abspaltung von Formaldehyd aus Hexamethylentetramin zu deuten gewesen wäre, wurde hier nicht beobachtet. Als Natriumazetat durch Methylalkohol ersetzt wurde, war das Ergebnis weit weniger günstig.

Um zu beobachten, ob Hexamethylentetramin eine bessere Stickstoffquelle für Schimmelpilze abgibt, als Ammoniak es ist, wurde folgende Lösung angesetzt: I. 0,5 % Glyzerin, 0,07 % Hexamethylentetramin, 0,2 % Monokaliumphosphat, 0,05 % Dikaliumphosphat, 0,02 % Magnesiumsulfat und eine Spur Eisenvitriol. Die Kontrollflasche II enthielt die dem Hexamethylentetramin äquivalente Menge Ammoniumnitrat. Beide Lösungen (je 250 ccm) wurden mit Penicilliumsporen geimpft. Nach 3 Wochen ergab sich bei Hexamethylentetramin eine weit üppigere Entwicklung der Pilzdecke als auf der Kontrollösung und nach dem Abfiltrieren, Waschen und Trocknen der Pilzernte zeigte sich ein nicht unbedentender Unterschied: Bei Lösung I betrug das Pilzgewicht 0,41 Gramm, bei Lösung II nur 0,18 Gramm.

Auch ein Versuch mit einem Moose, Polytrichum, wurde ausgeführt, wozu folgende Nährlösung diente: 0,01 % Magnesiumsulfat, 0,02 % Monokaliumphosphat, 0,02 % Dikaliumphosphat, 0,01 % Kalziumsulfat und Spuren von Eisensulfat. Es wurden je sechs Pflanzen in engen Glaszylindern kultiviert, derart daß die Pflanzen möglichst nahe der

Oberfläche blieben. Nach 3 Wochen ergab sich: In der Nährlösung, die 0,07 % Hexamethylentetramin enthielt, ein Wachstum von 0,5, 0,5, 0,6, 0,8, 0,9, und 1 cm, in der mit der äquivalenten Menge Ammoniumnitrat beschickten Lösung 0,2, 0,25, 0,4, 0,5, 0,5, 0,6 cm. Durchschnittlich betrug also das Wachstum in Lösung I 0,71, in Lösung II 0,43 cm. Es war also auch hier das Hexamethylentetramin eine günstigere Stickstoffquelle als das Ammoniumnitrat.

Als wesentliches Resultat ergibt sich somit, daß behufs Verhinderung von Stickstoffverlusten die Behandlung von Jauche und Stallmist mit verdünntem Formaldehyd als ein rationelles Verfahren erklärt werden kann. Nur ist zu bedenken, daß durch ausgiebigen Luftzutritt die gebildete Stickstoffverbindung einer Oxydation unterliegt und dadurch doch wieder Verluste entstehen. Im Boden selbst wird die Verbindung von Formaldehyd und Ammoniak in günstiger Weise für die Pflanzen durch die Bodenmikroben gespalten.

Die verwandtschaftlichen Beziehungen der Cucurbitaceen auf Grund ihrer Samenentwicklung.

(Mit spezieller Berücksichtigung der Caricaceen, Passifloraceen, Aristolochiaceen und Loasaceen.)

Von **Johannes Kratzer.**

(Mit 60 Abbildungen im Text.)

Einleitung.

„Je ausgeprägter und eigentümlicher die Charaktere einer Familie sind, desto schwerer ist es, ihren Platz im Pflanzenreiche aufzufinden, darum darf man sich nicht wundern, wenn die Autoren so oft geschwankt haben hinsichtlich der natürlichen Beziehungen der Cucurbitaceen", so schrieb im Jahre 1822 Aug. Saint-Hilaire in einer Abhandlung über die Cucurbitaceen und Passifloraceen. Allerdings ist es auch ihm nicht gelungen, diesem Schwanken ein Ende zu machen. Linné und nach ihm einige andere hatten die Cucurbitaceen mit den Passifloraceen vereinigt, Adanson hatte sie zu den Campanulaceen gestellt, andere hatten auf die Vitaceen, Euphorbiaceen und Urticaceen hingewiesen. Saint-Hilaire selbst brachte sie in Beziehung zu den Passifloraceen einerseits und den Loasaceen andererseits. Nach ihm betrachteten sie Naudin, Bentham und Hooker, als nahe Verwandte der Passifloraceen, Baillon dagegen wies ihnen einen Platz an der Seite der Loasaceen und Begoniaceen an.

In neuerer Zeit werden sie nach dem Vorgange Brauns von den meisten Autoren zu den Campanulaceen gestellt, aber als von den Passifloraceen abgeleitet gedacht. Indes wird diese Anschauung keineswegs allgemein geteilt. Warming stellt die Cucurbitaceen nach wie vor zu den Passifloraceen und hält die Campanulaceen nur für konvergente Typen in bezug auf Blütenstruktur. Van Tieghem zog sie in der Neuauflage seiner „Elemente" ebenfalls aus der Nachbarschaft der Campanulaceen zurück, um daraus eine eigene Unterordnung zu bilden. Auch Engler stellte sie im Jahre 1912 als eigene Ordnung auf, als Cucurbitales, die er aber unter die Sympetalen unmittelbar vor die Campanulinen einreiht. Hallier hatte sie im Jahre 1908 als

Peponiferen mit den Passifloraceen und deren Verwandten verbunden, 1912 dagegen reihte er sie an die Begoniaceen und Datiscaceen an.

So sehen wir denn auch heute noch die systematische Stellung der Cucurbitaceen so wenig gesichert wie vor einem Jahrhundert und im Zusammenhang damit auch die Stellung einiger anderen Familien. Da nun bisher der Hauptsache nach morphologische und anatomische Verhältnisse in Rechnung gezogen wurden, so dürfte der Versuch gerechtfertigt sein, auf entwicklungsgeschichtlichem Wege, durch eingehendere Vergleichung der Samenentwicklung, der Lösung dieser Frage näher zu kommen. Zudem ist damit auch ein Beitrag geliefert zur Entwicklungsgeschichte der Samenanlagen selbst, sowie zur systematischen Wertung der Samenentwicklung überhaupt. Endlich bot die Untersuchung der Samenanlagen bei den Cucurbitaceen speziell noch Gelegenheit zur Prüfung eines physiologischen Problemes, der von Longo behaupteten Ernährung des Embryos durch den Pollenschlauch bei Cucurbita Pepo. Darum trat ich auf Anregung des Herrn Geheimrates v. Goebel an diese Aufgabe heran, indem ich neben der Samenentwicklung der Cucurbitaceen noch jene der Caricaceen, Passifloraceen, Aristolochiaceen und Loasaceen einer eingehenden Untersuchung unterwarf, während ich andere in Beziehung gebrachte Familien, wie die Campanulaceen und Begoniaceen nur auf Grund der Literatur und einer kurz orientierenden Untersuchung zum Vergleiche heranzog. Das Thema zerfällt naturgemäß in einen entwicklungsgeschichtlichen Teil, in dem die Samenentwicklung der einzelnen Familien geschildert wird, und in einen vergleichenden Teil, in dem die verwandtschaftlichen Beziehungen geprüft werden sollen.

Ehe ich jedoch an die Darlegung meiner Untersuchungsergebnisse gehe, möchte ich meinem verehrten Lehrer, Herrn Geheimrat v. Goebel, für die Anregung zu dieser Arbeit, sowie für seine wertvollen Winke bei der Anfertigung den gebührenden Dank aussprechen. In gleicher Weise möchte ich danken Herrn Professor Jost in Straßburg für die gütige Zusendung von jungen Carica-Früchten und Fräulein Ilse Floercke aus München für die freundliche Überlassung ihrer Untersuchungsresultate über Loasaceen. Fräulein Floercke hat nämlich vor einiger Zeit in Goebel's Institut Untersuchungen über die Pollen- und Samenentwicklung der Loasaceen gemacht, deren nicht veröffentlichte Resultate ich zum Teil verwertete; insbesondere haben mir ihre schönen Zeichnungen gute Dienste geleistet.

I. Die Samenentwicklung der einzelnen Familien.

Bau und Entwicklung der Samen sind in den untersuchten Familien verhältnismäßig wenig erforscht. Relativ das meiste bietet die Literatur über die Cucurbitaceen. Zur Embryosackentwicklung dieser Familie lieferten bereits Brogniart, Mirbel und Amici kleine, freilich mit manchen Irrtümern vermischte Beitäge. Die erste vollständigere Beschreibung des unbefruchteten Embryosackes bot Schleiden im Jahre 1831 für einige Gattungen. Eingehendere Kenntnis der Embryosackentwicklung und Befruchtung brachten auch für die Cucurbitaceen erst die grundlegenden Untersuchungen von Hofmeister, die sich in dieser Familie auf Cucurbita, Sicyos und Ecballium erstreckten. Über die Entwicklung und den Bau der Samenschalen veröffentlichten erst Fickel und Höhnel im Jahre 1876 eingehendere Untersnchungen; allerdings hat sich Höhnel hierbei auf die Gattungen Cucurbita, Lagenaria und Cucumis beschränkt. Beide Arbeiten sind gut, wenn sie auch in einzelnen Punkten der Berichtigung bedürfen. Keinen Fortschritt dagegen bedeuten die Ausführungen von Henri-Aimé Lothaŕ vom Jahre 1881 über denselben Gegenstand, sie enthalten wesentliche Irrtümer. Biagio Longo widmet in seinen Untersuchungen vom Jahre 1903 seine Aufmerksamkeit besonders dem Verhalten des Pollenschlauches und stellte eine ernährungsphysiologische Theorie auf, zu der wir im Laufe dieser Darlegungen ausführlich Stellung nehmen werden. Eine eingehendere Darstellung der Embryosackentwicklung wird von J. E. Kirkwood geboten in seiner Arbeit „The comparative embryology of the Cucurbitaceae“ vom Jahre 1904, wobei besonders die zahlreichen vortrefflichen Abbildungen hervorzuheben sind. Bau und Entwicklung der Samenschale ist nicht berücksichtigt. Seine spätere Abhandlung über den Pollenschlauch stand mir nicht zur Verfügung, nach der Rezension scheint sie hauptsächlich die Chemotaxis zu prüfen. Auch eine Abhandlung von Barber über Pericarp und Samenschale einiger Gattungen konnte ich nicht erlangen.

Zusammenfassend läßt sich sagen: es sind über die Samenentwicklung der Cucurbitaceen wohl einzelne eingehendere Untersuchungen aus neuerer Zeit vorhanden, doch fehlt eine zusammenfassende Arbeit und die Vergleichung mit anderen Familien. Über diese Familien selbst ist sehr wenig geschrieben. Die Angaben in den großen Werken von Gaertner, Bentham und Hooker, Engler-Prantl gehen über eine allgemeine morphologische Schilderung nicht hinaus. Spezielleres findet sich nur bei Hofmeister über die Embryosackentwicklung der

Aristolochiaceen, von van Tieghem (1912) und Usteri (1907) über jene der Caricaceen, von Rüger (1887) über die fertige Samenschale von Carica. Doch sind auch diese Untersuchungen nicht sehr eingehend und bedürfen vielfach der Berichtigung. So gehe ich nun dazu über, die Resultate meiner eigenen Untersuchung über die Samenentwicklung der einzelnen Familien darzulegen.

A. Die Samenentwicklung der Cucurbitaceen.

I. Die Entwicklung der Cucurbitaceen-Samen im allgemeinen.

1. Die Entwicklung vor der Befruchtung.

Die Samenanlagen der Curcurbitaceen entstehen an kräftigen wandständigen Plazenten, die aus der Verwachsung von je zwei benachbarten Fruchtblatträndern hervorgegangen sind (Fig. 1). Die Fruchtblätter selbst treten in Fünf- bis Einzahl auf und bilden einen ein- oder mehrfächerigen Fruchtknoten. Der gewöhnliche Typus zeigt drei Fruchtblätter, doch sind unzweifelhafte Hinweise vorhanden, daß fünf das Ursprüngliche sind, da der primitivste Vertreter der Familie, die Gattung Fevillea, diese Zahl aufweist und andererseits die übrigen Gattungen eine Reduktion ihrer Fruchtblätter erkennen lassen. Coccinea besitzt nach Kirkwood zwei Fruchtblätter, Cyclanthera, Echinocystis und Sicyos entwickeln gewöhnlich nur eines; jedoch werden auch in diesen Familien ursprünglich drei angelegt, bei Cyclanthera und Echinocystis bleiben sie sogar oft in verkümmerter Form dauernd erhalten; auch zwei normal entwickelte Fruchtblätter konnte ich bei Cyclanthera feststellen (Fig. 1B). Daß der normal dreikarpellige Kürbis als Variation häufig einzelne vierkarpellige Früchte erzeugt, ist allgemein bekannt.

Fig. 1. Plazentenbildung. A Cucurbita Pepo, mit 3 fertilen Plazenten p^1, p^2, p^3 und 3 Fruchtblättern b^1, b^2, b^3. B Cyclanthera pedata, mit 2 fertilen Plazenten aus 2 fertilen Fruchtbl. C Cyclanthera pedata, mit 1 fertilen Plazenta aus 2 halbfertilen Fruchtbl. D Echinocystis lobata, mit 2 halbfertilen Plazenten aus 1 fertilen Fruchtblatt (b^1).

Analog dieser Variation der Fruchtblattzahl treten auch die Plazenten in Fünf- bis Einzahl auf. So bildet Fevillea fünf fertile Plazenten, von den von mir untersuchten Gattungen entwickeln Benincasa, Lagenaria, Cucurbita, Cucumis, Citrullus, Luffa, Momordica, Trichosanthes, Bryonia, Bryonopsis und Thladiantha drei. In den Fällen, wo bei Curcurbita vier ausgebildete Fruchtblätter vorkommen, werden natürlich auch vier Plazenten gebildet. Ecballium hat zwei, Echinocystis und Cyclanthera weisen bald eine, bald zwei fertile Plazenten auf. Sicyos durchweg nur eine. Doch werden auch in diesen Fällen ursprünglich drei angelegt. Die Samenanlagen können hierbei entweder an beiden Schenkeln der Plazenten stehen oder nur an dem einen, je nachdem der Rand der beiden beteiligten Fruchtblätter fertil ist oder nur der Rand des einen.

Fig. 2. Verschiedene, durch Reduktion entstandene Zahl der Samenreihen. A Benincasa; B Lagenaria; C Luffa; D Momordica. Einzelne Plazenten (*p*).

Betrachten wir nun die Zahl und Anordnung der Samenanlagen an den fertilen Plazentenschenkeln, so treffen wir hier wieder ähnliche Verhältnisse wie bei den Fruchtblättern und Plazenten (Fig. 2). Die Samenanlagen treten in großer Zahl bis zur Einzahl auf und sind an jedem Schenkel fünf-, drei-, zwei- und einreihig angeordnet. Die Zahl 5 herrscht bei Benincasa, 3 bei Lagenaria; Cucurbita entwickelt bald drei, bald zwei Reihen an jedem Schenkel, Cucumis, Citrullus und Echallium weisen deren zwei auf, Luffa bald zwei Reihen, bald nur eine, Momordica, Tricho-

santhes, Bryonia, Echinocystis und Cyclanthera normal nur eine Reihe. Sechium und Sicyos entwickeln überhaupt nur eine einzige Samenanlage im Fruchtknoten.

So weisen denn die Curcurbitaceen in den ausgebildeten, fertilen Fruchtblättern und Plazenten wie in der Samenanordnung eine lückenlose Reihe von der Zahl 5 zur Zahl 1 auf, wobei die Entwicklung den unzweideutigen Beweis erbringt, daß die Vertreter der niedrigeren Zahlen durch Reduktion entstanden sind. Die Samenanlagen selbst lassen sich kurz folgendermaßen charakterisieren: Sie sind nach ihrem Aufbau anatrop, hinsichtlich ihrer Stellung im Fruchtknoten apotrop und heterotrop; sie weisen einen kräftigen vielschichtigen Nucellus auf mit einer Kalotte über dem Embryosack und zwei Integumenten. Die Entwicklung beginnt mit einem kleinen Höcker, der, abgesehen von seiner Epidermis, ganz aus der hypodermalen Zellschicht der Placenta hervorgeht. Dieser

Fig. 3. Benincasa. Integumentanlage. *i* inneres Integument; *a* äußeres auf der Funiculusseite; *f* Funiculus: *m* Sporenmutterzelle; *s* Schichtzellen.

Fig. 4. Benincasa im Stadium der Tetradenbildung. *a* äußeres, *i* inneres Integument, dreilagig, an der Spitze vierlagig; *sp* vier Sporenzellen.

Höcker beginnt sich alsbald zu krümmen und Integumente anzulegen. Zuerst tritt das innere Integument auf, als ein Ringwulst (Fig. 3), der durch radiale Streckung und Teilung von zwei Zellreihen der Epidermis entsteht. Es ist dementsprechend zunächst zweischichtig, wird aber durch Längsteilung einer der beiden Schichten gewöhnlich dreischichtig (Fig. 4). Bei Sechium und Bryonia erhöht sich die Zahl der Zellagen auf 4—5, an der Basis sogar zuweilen auf 8—10.

Bald nachher tritt das äußere Integument auf, das aber nicht wie das innere aus der Epidermis allein hervorgeht, sondern aus der Epidermis und ein paar hypodermalen Lagen. In dieser Dicke wachsen die beiden Integumente bis zum Scheitel des Nucellus empor; das äußere wächst später ein wenig weiter und überdeckt so das innere durch einen kleinen Vorsprung. Alsdann vermehren sich die Zellagen des äußeren Integumentes durch Längsteilungen auf 6—8, an der Raphe und ihr gegenüber auf noch mehr (Fig. 4). An diesen beiden Stellen bildet

sich in der Mitte ein Prosenchymstrang aus, als Vorläufer eines Fibrovasalstranges mit zahlreichen Spiralgefäßen. Dieser Strang setzt das Gefäßbündel im Funiculus über die Chalaza bis zur Mikropylgegend fort. Bei einzelnen Gattungen, so bei Momordica, verzweigt er sich an der Chalaza und durchläuft mit seinen Ästen nicht bloß die Gegenseite der Raphe, sondern das Integument auf seinem ganzen Umfang (Fig. 5).

Die Epidermiszellen des äußeren Integumentes haben sich etwas radial gestreckt und so einen palisadenartigen Charakter angenommen; sie sind im allgemeinen noch ungeteilt, nur in der Mikropylgegend zeigen sich bereits die Anfänge von Teilungen, die, wie wir sehen werden, bald einen großen Umfang annehmen und die wichtigste Rolle spielen im Aufbau der Samenschalen der Cucurbitaceen (Fig. 5). Ehe wir indes diese Vorgänge weiter verfolgen, müssen wir nochmals zur Weiterentwicklung des jungen Nucellus zurückkehren.

Fig. 5. Benincasa im Stadium der Befruchtungsreife. *e* beginnende Epidermisteilungen im äußeren Integument; *i* inneres Integument etwas zusammengedrückt; *f* Fibrovasalstrang; *h* Entwicklung des dünnen Nucellushalses.

Fig. 6. Befruchtungsreifer Embryosack. A Cucurbita Pepo. B Luffa aegyptiaca. C Benincasa cerifera; *s* Synergiden; *e* Eizelle; *ek* sekundärer Embryosackkern; *a* Antipoden.

Noch ehe die ersten Anzeichen eines Integumentes erscheinen, zeigt ein medianer Längsschnitt in der Mitte des Scheitels in der hypodermalen Zellage eine durch ihre Größe und ihren reichen Plasmagehalt auffallende Zelle. Es ist die Archesporzelle. Diese teilt sich durch eine perikline Wand. Die obere der beiden Tochterzellen liefert durch wiederholte Teilungen 10—20 Schichtzellen (Fig. 3 und 4), die untere stellt die Embryosackmutterzelle dar und bleibt zunächst ungeteilt. Erst wenn sie durch die Schichtzellen in die Tiefe des Nucellus verlagert ist, teilt auch sie sich und liefert Tetradenzellen, von welchen

die unterste zum Embryosack wird, während die drei oberen verkümmern (Fig. 4). Rings um die Schichtzellen teilen sich noch ein paar Reihen von Nucelluszellen, während der größere Teil in dieser oberen Region seine Teilungen einstellt, wodurch der für die Cucurbitaceen so charakteristische, langgezogene Nucellushals entsteht. Der Embryosack ist im Verhältnis zum Nucellus sehr klein und von länglich-ovaler Gestalt. Im übrigen ist seine Entwicklung eine normale. Er besitzt im befruchtungsfähigen Zustand eine Eizelle und zwei Synergiden von keulenförmiger Gestalt, sowie drei Antipoden, ausnahmsweise auch deren mehrere, wie Hofmeister schon bei Sicyos beobachtete. Die Antipoden sind sehr vergänglicher Natur, sie schwinden alsbald nach der Befruchtung (Fig. 6).

2. Die Entwicklung nach der Befruchtung.

Die erste Wirkung der Befruchtung ist, wie schon Hofmeister für Cucurbita, Sicyos und Ecballium feststellte, eine rasche Vergrößerung des Embryosackes. Daneben bemerken wir alsbald Teilungen der Eizelle und eine lebhafte Endospermentwicklung. Die Eizelle erzeugt zunächst durch Querteilung einen kleinen Suspensor, der seinerseits wieder durch eine Längswand gespalten wird. Weitere Teilungen führen zur Bildung eines kleinen kugeligen Embryos. Die Teilungsebenen sind keineswegs gesetzmäßig festgelegt, können sogar innerhalb der Art verschieden sein, so daß diesem Punkt keine systematische Bedeutung zukommt. Die Endospermbildung vollzieht sich in der Weise, daß ringsum an der Embryosackwand freie Kerne auftreten, die sich dicht mit Plasma umgeben (Fig. 7 A). Der ersten Schicht folgen weitere nach innen, bis der ganze Embryosack bis an den Embryo heran ausgefüllt ist. Zellwände werden erst nachher gebildet (Fig. 7 B). Die fertigen Zellen sind außen klein und mit dichtem Inhalt erfüllt, nach innen zu werden sie immer größer und lockerer. Hand in Hand mit der Endospermentwicklung geht die Verdrängung des Nucellusgewebes, das bis auf 1—2 Schichten aufgezehrt wird. Hierbei spielt besonders die untere Partie des Embryosackes eine Rolle, die sich als ein wurmförmiger Fortsatz in das Nucellusgewebe einbohrt und es aufzehrt (Fig. 7 A). Im Gegensatz zu der Endospermbildung macht die Entwicklung des Embryos anfangs nur langsame Fortschritte; erst nach der vollständigen Entwicklung des Endosperms setzt auch bei ihm ein energisches Wachstum ein, durch das dann das Endosperm ebenso rasch verdrängt wird, wie das Nucellusgewebe zuerst von jenem. Der Suspensor ist verschwunden, der zuerst kugelige Embryo nimmt herzförmige

Gestalt an, es werden die Kotyledonen und die Radicula sichtbar. Zur Zeit der Reife füllt der Embryo den ganzen Embryosack aus bis auf 1—2 Endospermschichten und, da sich der vergrößerte Embryosack an die äußerste Schicht des Nucellus anpreßt, gleichzeitig bis auf ein paar Schichten auch den Raum des ganzen Nucellus. Die Antipoden sind bald nach der Befruchtung verschwunden; die Synergiden aber bleiben fast während der ganzen Embryoentwicklung erhalten und zeigen bei manchen Gattungen, so bei Cucurbita und Echinocystis, eine auffallende Größe und reichen Plasmagehalt.

Fig. 7. Benincasa. Endospermentwicklung. A gleich nach der Befruchtung. B späteres Stadium; *en* Endosperm; *es* Embryosackwandung; *e* Eizelle; *em* Embryo; *n* Nucelluszellen, gegen die Basis zu in Auflösung begriffen; *w* wurmförmiger Fortsatz des Embryosackes.

Fig. 8. Entwicklung der Testa, besonders der 3 epidermalen Schichten; *e*, *e'* und *e''* (Querschnitt). A—C das allgemeine Schema, veranschaulicht an Cucumis. D—F verschiedene Weiterentwicklung bei Cucumis (D), Cucurbita (E) und Benincasa (F). *e* Epidermis; *e'* die erste Tochterschicht der Epidermis und spätere Hartschicht; *e''* die zweite Tochterschicht; *h* hypodermale Schicht; *i* inneres Integument.

Neben diesen direkten Folgen der Befruchtung treten in der Samenanlage noch andere wichtige Veränderungen ein, die nicht direkte Wirkungen der Befruchtung sind, sondern nur von der Weiterentwicklung der Samenanlage abhängen. Es sind das die ausgedehnten periklinen Teilungen in der radial gestreckten Epidermis des äußeren Integumentes, die, wie erwähnt, bereits vor der Befruchtung in der Mikropylgegend der beiden Kanten der Samenanlage ihren Anfang genommen haben. Sie setzen sich jetzt auf den ganzen Umfang der Epidermis fort. Auf den Schmalseiten sind sie jedoch zahlreicher, wodurch die mehr oder weniger stark entwickelten Kanten des Samens entstehen. Durchweg aber gehen aus diesen Teilungen drei anatomisch gut differenzierte und physiologisch wichtige Schichten hervor, die Schichten *e*, *e'*

und e'' (Fig. 8). Zuerst wird die Tochterschicht e' nach innen abgegeben, die später zur Hartschicht wird; nachher streckt sich die Epidermis wieder in die Länge und teilt sich wiederum in die Schichten e'' und e, welche die hypodermale Schicht und die neue bleibende Epidermis bilden. Die ursprüngliche hypodermale Schicht h wird auf diese Weise an die vierte Stelle verlagert, während das ebenfalls schon von Anfang an vorhandene, nur durch einige Lagen verdickte Innengewebe i mit dem Fibrovasalstrang jetzt die fünfte Schicht bildet.

Das ist das Schema, das bei allen Cucurbitaceen der Entwicklung des äußeren Integumentes nach der Befruchtung zugrunde liegt. Überall wird auf diese Weise der Grund zu fünf ausgeprägten analogen Schichten gelegt, die zusammen mit dem inneren Integument später die Samenschale bilden. Die Verschiedenheiten bei den einzelnen Gattungen und Arten beruhen lediglich auf verschiedener Verstärkung derselben durch nachträgliche Teilungen und auf verschiedener Formentwicklung der Zellen bei der Reifung. Die angelegten Schichten können nämlich alle ungeteilt bleiben oder es können sich einzelne oder alle Schichten durch Teilungen vergrößern. Die größten Schwankungen treten dabei innerhalb der Schicht e'' auf. Sie bleibt beispielsweise bei Bryonia (Fig. 24) und Cucumis (Fig. 20) einlagig, bei Curcurbita (Fig. 19) wird sie auf 3—4 Lagen verstärkt, bei Benincasa (Fig. 17) auf zahlreiche durch Teilung der eigenen Zellschicht und durch neue Anlagerungen von der Epidermis her. Auch die Schichten e' und h können sich auf dem ganzen Umfang des Samens teilen, was ich gegenüber Höhnel und Fickel feststellen konnte; es ist beispielsweise der Fall bei Benincasa (Fig. 17) bzw. Cucurbita (Fig. 19). Die Epidermis bleibt zwar immer einlagig, doch wird sie oft in einzelnen Zellpartien gegenüber den langgestreckten, benachbarten stark aufgeteilt und nimmt in diesen Tochterzellen den Charakter der zweiten Schicht an. Diese wird dadurch an einzelnen Punkten besonders verstärkt und bildet so Ausbuchtungen in die Epidermisschicht hinein, wie das besonders hervortritt bei Momordica (Fig. 22) und Echinocystis (Fig. 26). Diese Ausbuchtungen erinnern an jene bei Carica (Fig. 34), doch ist die Ähnlichkeit nur eine äußerliche, da sie dort aus der hypodermalen Zellschicht hervorgehen. Im inneren Gewebe der ursprünglichen hypodermalen Schicht h treten nur mehr vereinzelte Teilungen auf.

Das innere Integument hat seine Zellagen nicht mehr vermehrt, sondern im Gegenteil gewöhnlich vermindert. Es besteht bei allen Cucurbitaceen die Neigung zum Abortus des inneren Integumentes. Gewöhnlich beginnen von den drei Lagen in der mittleren und basalen

Partie schon frühzeitig zwei mehr oder weniger zu verkümmern, während die dritte nachträglich mit dem äußeren Integument verklebt. Eine eigentliche Verwachsung von Anfang an ist nirgends vorhanden, auch bei Sicyos nicht, wo sie Warming annehmen zu können glaubte (Fig. 9).

Damit haben wir auch die indirekten Folgen der Befruchtung dargestellt, d. h. jene Erscheinungen, die nicht durch die Befruchtung selbst hervorgerufen werden, sondern nur von der gewöhnlich durch die Befruchtung ermöglichten Weiterentwicklung des Samens abhängen. Und mit diesen Entwicklungsvorgängen ist bereits die vollständige Grundlegung der Samenschale, die von den genannten Schichten des äußeren und vom inneren Integument gebildet wird, gegeben; denn neue Schichten werden nicht mehr angelegt, die Weiterbildung besteht nur noch in Vergrößerung und bestimmter Ausgestaltung der einzelnen Zellen, was wir unter dem Namen Reifungserscheinungen zusammenfassen können. Die Ausgestaltung der Zellen geschieht vermittels des in den Zellen reichlich aufgespeicherten Materiales, das besonders aus Stärke besteht.

Fig. 9. Sicyos angulata. Die beiden Integumente zur Zeit der Embryosackreife. Die gestrichelten Zellen des inneren Integuments in Verkümmerung begriffen. Keine eigentliche Verwachsung der Integumente, nur teilweise nachträgliche Verklebung der Membranen, wie sie auch mit der Nucellusepidermis statthat. *a* äußeres, *i* inneres Integument.

Wenn wir nun die Reifungserscheinungen im einzelnen verfolgen, so gewahren wir bei der ersten Schicht, der Epidermis des äußeren Integumentes, ein enormes Wachstum in radialer Richtung. Bei einzelnen Gattungen zwar, wie Benincasa und Cyclanthera, erreichen die Zellen hierbei nur das Doppelte, bei den meisten aber das Fünf- bis Fünfzehnfache ihrer ursprünglichen Höhe, so daß diese Palisadenschicht, wie wir sie nennen können, gewöhnlich ein Drittel bis zur Hälfte vom Durchmesser der ganzen Samenschale einnimmt, bei Cucumis sogar vier Fünftel. Da die Zellwände verhältnismäßig dünn sind, werden zur Aufrechthaltung dieser langen Palisaden in größeren oder geringeren Abständen auf den Wänden eigene Verdickungsleisten ausgebildet, die aus Zellulose bestehen und haar- oder stäbchenförmig, einfach oder verzweigt sind. Sie kommen bei allen Gattungen vor, wenn die Samen ganz ausgereift sind und das nötige Material zu ihrer Ausbildung vor-

handen war, auch bei Sicyos und Cyclanthera, die sie nach Fickel nicht aufweisen sollen. Nach der Ausbildung der Leisten erscheinen die Zellen ziemlich inhaltsleer. Fragen wir nach der Funktion dieser Palisadenschicht, so scheint ihr ganzer Bau auf die Aufgabe hinzudeuten, dem Samen eine größere spezifische Leichtigkeit zu geben. Dafür spricht auch die Tatsache, daß sie bei Zanonia in Verbindung mit der zweiten Schicht direkt als Flugapparat funktionieren. Daneben dienen sie ohne Zweifel als Quellschicht; denn trocknet man die Samen, so lehnen sich die ausgetrockneten Palisaden schlaff an den Umfang des Samens an, nach Wasserzusatz aber quellen sie stark auf und richten sich wieder auf.

Die Zellen der zweiten Schicht, der Schicht *e''*, werden bei den einzelnen Gattungen sehr verschieden ausgebildet. Sie bleiben entweder klein oder strecken sich bedeutend in die Länge, nehmen runde oder polygonale Gestalt an, bilden mehr oder weniger große Interzellularen oder schließen enge aneinander. Die Zellwände sind entweder gleichmäßig ziemlich stark verdickt und verholzt und mit Tüpfeln versehen oder sie weisen netzförmige Verdickung auf (Cucurbita). Bei manchen Gattungen, so bei Thladiantha, ist diese Schicht ganz wie die nächstfolgende dritte ausgebildet und daher nur entwicklungsgeschichtlich als eigene Schicht feststellbar. Einen Inhalt besitzen die reifen Zellen nicht mehr, sie stellen eine luftführende Schicht dar, die zur Leichtigkeit des Samens beiträgt und wohl auch gleich der eigentlichen Hartschicht dem Schutz des Samens dient, bei der Keimung aber bedeutende Wassermengen aufzunehmen vermag.

Die dritte Schicht, *e'*, entwickelt sich zur eigentlichen Hart- oder Schutzschicht des Samens. Die Zellen sind isodiametrisch, wie bei Cyclanthera, oder längsgestreckt, wie bei Sicyos, und außerordentlich stark verdickt, so daß nur ein kleines amöboid verzweigtes, lufterfülltes Lumen übrig bleibt. Im reifen Zustande ist sie gänzlich verholzt. Untereinander sind die Zellen eng verbunden durch korrespondierende Lappen und Buchten.

Die Zellen der vierten Schicht, der ursprünglichen hypodermalen, nehmen nur wenig an Größe zu. Da sie dem Wachstum der äußeren Partie nicht folgen, werden ihre Wände auf allen Seiten spitz hervorgewölbt und dadurch große Interzellularen geschaffen. Im reifen Zustande sind die Zellen netzförmig verdickt und verholzt. Da sie auch inhaltsleer sind, sind sie ebenfalls für die Wasseraufnahme geeignet.

Die anschließende fünfte Schicht, das Innengewebe des äußeren Integumentes, erfährt keine besondere Ausgestaltung mehr. Lediglich

an Größe nehmen die Zellen zunächst zu. Dann aber schwindet allmählich ihr reicher Inhalt; er wird ohne Zweifel an den Embryo abgegeben. Das Gefäßbündel wird zerdrückt. So wird die Schicht zu einem inhaltsarmen Häutchen reduziert. Dasselbe Schicksal teilt das innere Integument, soweit es noch vorhanden ist.

Damit haben wir in Kürze jene Reifungserscheinungen geschildert, welche die Samenschale der Cucurbitaceen erzeugen. Höhnel will allerdings auch noch Perisperm und Endosperm zur Samenschale rechnen. Dazu ist zu bemerken: morphologisch gehören zur Samenschale nur die Schichten der beiden Integumente, physiologisch müssen ihr bei den Cucurbitaceen auch Perisperm oder Nucellusrest und Endosperm beigezählt werden. Deren Entwicklung haben wir bereits geschildert. Ihre Reifungserscheinungen bestehen darin, daß die übrig bleibenden 1—2 Zellagen mit Inhalt erhärten und so ebenfalls eine Schutzhülle um den Embryo bilden. Speziell am Nucellus sehen wir hierbei die verdickten Zellkanten sich verholzen, besonders in der Halspartie, so daß der Nucellusrest ein festes teilweise verholztes netzartiges Gerüst darstellt.

Im Anschluß an die dargelegte Entwicklung der Cucurbitaceen-Samen sei noch jenes dünne Häutchen erwähnt, das wir besonders an trockenen unverletzten Kürbissamen als rauschende Hülle am Samen wahrnehmen. Es ist ein zusammengepreßter Rest des Fruchtfleisches, in das die heranwachsenden Samen eingebettet sind. Es verwächst nicht organisch mit den Samen und kommt auch nicht einzelnen Gattungen als Spezifikum zu, wie Höhnel meinte, sondern findet sich bei allen Gattungen, außer Ecballium, das ja kein festes Fruchtfleisch aufweist, wenn auch in verschiedener Dicke. Besonders kräftig ist es bei Cucurbita und Momordica entwickelt. Bei letzterer Gattung bildet es die bekannte rote, arillusartige Hülle. Wenn wir nach der Bedeutung dieser Hülle fragen, so ist ein eigentlicher Zweck im Hinblick auf ihre zufällige Entstehung gar nicht notwendig. Doch kann sie, besonders wo sie dicker ist, Wasser speichern und die Verbreitung durch Vögel begünstigen, besonders wenn sie, wie bei Momordica, lebhaft gefärbt ist.

3. Das Verhalten des Pollenschlauches. — Kritik der Longo'schen Theorie der Embryoernährung durch den Pollenschlauch

Neben den dargelegten Folgen der Befruchtung verdient bei den Cucurbitaceen auch das befruchtende Agens, der Pollenschlauch, besondere Beachtung. Die Befruchtung selbst scheint er ja für gewöhnlich in normaler Weise auszuführen, indem er durch die Mikropyle in

den Nucellus eindringt; nur an einzelnen Varietäten von Cucurbita Pepo und an Bryonia wurde von anderen Autoren Chalazogamie festgestellt, mir selbst ist sie auch hier nicht begegnet. Auffallend ist vor allem die Größe des Pollenschlauches. Sie ist durchweg bedeutend, wenn auch verschieden bei den einzelnen Gattungen; relativ am geringsten ist sie bei Thladiantha, am bedeutendsten bei Cucurbita. Sie hängt aber nicht von der Größe der Frucht oder des Samens ab, sondern von der des Pollenkornes; sie ist, wie ich durch Messungen feststellen konnte, direkt proportional der Pollenkorngröße, wenn auch die umgebenden Zellen des Nucellus viel zur Entwicklung beitragen. Damit haben wir eine weitere auffallende Erscheinung berührt; der Pollenschlauch löst nämlich auf seinem Weg zur Eizelle zahlreiche Nucelluszellen auf und zerstört auf diese Weise bei manchen Gattungen den größten Teil der langen Nucellusspitze bis in die Nähe des Embryosackes (Fig. 10). Hierbei schmiegt er sich enge den Resten des Nucellus an und erzeugt bei den Gattungen Cucurbita, Cyclanthera und Echinocystis, wo die Zerstörung besonders weit geht und die Integumente infolgedessen einen offenen Trichter bilden, eine diesem Trichter angepaßte kugelige Ausbauchung, worauf er sich wieder entsprechend verjüngt (Fig. 13 und 15). Bei Cucurbita speziell zeigt er noch ein anderes, besonders auffallendes Verhalten; er bildet eine Art Verzweigung durch Aussackungen, welche zwischen Nucellus und Integumente oder auch zwischen die Zellreihen der Integumente eindringen und sich wie auch den Hauptstamm des Pollenschlauches mit Inhalt füllen. Dieser Prozeß ist keineswegs mit der Befruchtung zu Ende, vielmehr wachsen die Äste auch nachher noch weiter.

Fig. 10. Cucurbita Pepo im Befruchtungsstadium. A Pollenschlauch (*p*) mit Wölbung. Epidermis (*e*) in Teilung. Gefäßbündel (*g*) im äußeren Integument. B Pollenschlauch mit Ausstülpungen. Inneres Integument (*i*) vom Nucellusbauch abwärts teilweise verkümmernd. Nucellushals (*n*) teilweise vom Pollenschlauch zerstört. *es* Embryosack; *s* Synergiden; *ez* Eizelle; *f* Funiculus.

Diese auffallende Erscheinung brachte Biagio Longo auf den Gedanken, daß der Pollenschlauch, speziell bei Cucurbita, neben der

Befruchtung noch die Funktion der Embryoernährung übernommen habe. Er vergleicht ihn mit Embryosackhaustorien und mit langgestreckten Suspensorzellen, die bei einigen Orchideen durch die Mikropyle zur Placenta wachsen. Das tat er zuerst in seinen „Ricerche sulle Cucurbitaceae“ vom Jahre 1903. In einer weiteren kurzen Abhandlung vom gleichen Jahre mit dem Titel: „La nutrizione dell' embryone delle Cucurbita operata per mezzo del tubetto pollinico“ suchte er auf Grund weiterer Untersuchungen seine Anschauung noch eingehender zu begründen. An der Spitze dieser zweiten Abhandlung betont er, daß seine neueren Untersuchungen an vorgerückteren Stadien seine Annahme nicht nur bestätigt, sondern dargetan hätten, daß der Pollenschlauch in der Ernährung des Embryos eine weit wichtigere Rolle spiele als er zuerst angenommen habe, und aus seiner Begründung geht hervor, daß er ihn schon auf ganz jungen Entwicklungsstadien des Embryos für dessen alleinigen Nahrungsvermittler betrachtet.

Der Gedankengang seiner Beweisführung ist etwa folgender: Sogleich nach der Befruchtung beginnen die Außenwandungen der Epidermiszellen am ganzen Umfang des Nucellus sich zu kutinisieren, während die basalen Zellen des Nucellus in der Chalazagegend schon sehr frühzeitig, da der Embryo noch Kugelgestalt aufweise, eine verkorkte Kalotte bilden. Demnach könne auf diesen Wegen kein Nährmaterial in den Embryosack gelangen. Die einzige durchlässige Stelle sei die Basis des Nucellushalses, gerade an dem Punkte, wo sich die „bolla“, die Ausbauchung des Pollenschlauches, finde, und das kleine Stück des Schlauches, welches die „bolla“ mit dem Embryosack verbindet. Auch der Embryo sei zu dieser Zeit schon auf der ganzen Oberfläche kutinisiert mit Ausnahme jenes Teiles, durch den er mit dem Pollenschlauch in Verbindung stehe, womit er offenbar beweisen will, daß der Embryo auch das Endosperm nur durch Vermittlung des Pollenschlauchendes in sich aufnehmen könne.

Damit wäre tatsächlich gesagt, daß der Pollenschlauch schon von jungen Entwicklungsstadien des Embryos an alleiniger Vermittler der Nährsubstanz sei. Zur Stütze dieser Theorie glaubt Longo noch die Tatsache anführen zu können, daß das Gefäßbündel nicht an der Chalaza endigt und auch keinen Seitenast in sie hineinsendet, sondern sich weit darüber hinaus bis zum Nucellusscheitel ins äußere Integument fortsetzt. Es trete überdies in Beziehung zu jenen inneren Schichten dieses Integumentes, welchem die Äste des Pollenschlauches das Nährmaterial entnehmen. Diese Schichten seien im Stadium der Samenreife ihres Inhaltes beraubt, und auch der Pollenschlauch sei zu dieser Zeit

entleert. Dazu komme noch die Größe des Pollenschlauches überhaupt, wie im Verhältnis zu den generativen Kernen und das dichte Leitungsgewebe.

Das ist in Kürze Longo's Theorie der Embryoernährung durch den Pollenschlauch bei der Gattung Cucurbita, die wegen ihrer Einzigartigkeit einiges Aufsehen erregt hat, und ihre Begründung. Ich habe die Verhältnisse eingehend nachgeprüft und gelangte durch diese Untersuchungen zu dem Resultate: Die Theorie der Embryoernährung durch den Pollenschlauch bei Cucurbita ist jedenfalls in der Longo'schen Form absolut unhaltbar, und ihre Begründung ist teils falsch, teils nicht beweisend.

Um mit seinen letzten Argumenten zu beginnen, dem Gefäßbündelverlauf, dem reichen Inhalt der inneren Integumentschichten und deren Entleerung, dem dichten Leitungsgewebe und dem großen Pollenschlauch, was sollen diese Dinge für die Longo'sche Theorie beweisen? Es sind lediglich die langen Schlauchausstülpungen charakteristisch für Cucurbita und auch diese sind nicht von außerordentlicher Bedeutung, wie wir noch sehen werden; die Größe des Pollenschlauches aber teilt er mit Cyclanthera und Echinocystis, während die übrigen Merkmale allen Gattungen der Cucurbitaceen gemeinsam sind. Sie können darum nicht bloß nicht zugunsten der Longo'schen Theorie angeführt werden, sondern sprechen sogar gegen jene Ausnahmestellung von Cucurbita.

Nicht glücklicher ist Longo mit seinen Hauptargumenten, mit der Kutinisierung des Embryos und der Nucellusoberfläche, sowie der Verkorkung der basalen Nucelluspartie. Denn abgesehen davon, daß die Kutinisierung die Nahrungsaufnahme noch keineswegs unmöglich machen würde, ist es direkt falsch, daß zunächst der Embryo an seiner Oberfläche kutinisiert sei. Es tritt wohl bei Behandlung mit Sudan III Rotfärbung ein, allein was sich färbt, ist lediglich der Inhalt der Zellen, der durch die Epidermiswand hindurchscheint, während die Wand selber auf allen Stadien farblos bleibt, also nicht im geringsten kutinisiert erscheint. Dasselbe Ergebnis liefern die Reaktionen mit Jodjodkali und Schwefelsäure. Der Embryo kann also das Endosperm durch seine Oberfläche aufnehmen, wie es von vornherein unwahrscheinlich ist, daß die gewaltige Endospermmenge zuerst wieder in das Endstück des Pollenschlauches zurückgeführt werden müsse, um in den Embryo gelangen zu können.

Zudem müßte das Material wenigstens der weitaus größeren Hauptmasse nach vom Pollenschlauch zuerst an den Nucellus abgegeben

werden, und erst von hier aus könnte es in den Embryosack gelangen und in Endosperm verwandelt werden. Eine direkte Zufuhr dieses Materials zum Embryo oder Embryosack kann er nicht annehmen, denn er kann unmöglich in Abrede stellen, daß der Nucellus nach der Befruchtung um ein Vielfaches an Größe zunimmt und daß seine Substanz dann wieder bis auf geringe Reste durch eine mächtige Endospermbildung im Embryosack verdrängt wird. Dazu braucht der Nucellus eine gewaltige Nahrungsmenge, und diese könnte er wegen seiner kutinisierten Oberfläche und der verkorkten Chalazapartie nur durch jene kleine Stelle des Halses aufnehmen, welche vom Pollenschlauchstück *a* überdeckt ist. Der Prozeß wäre also folgender: Der Pollenschlauch bezieht Nährmaterial aus der Innenschicht *a* des äußeren Integumentes (Fig. 12) und führt es durch die Partie *p'* dem Nucellus zu; von diesem nimmt es der Embryosack auf und verwandelt es in Endosperm; dieses gelangt nach seiner Lösung zuerst in die untere Partie *b* des Pollenschlauches und von hier in den Embryo. Dieser Prozeß erinnert lebhaft an die Verdauungsweise der Wiederkäuer, ja er müßte geradezu als ein Analogon derselben im Pflanzenreiche anerkannt werden, wenn er sich tatsächlich in dieser Weise abspielte.

Zum Glück für den Embryo ist aber auch die andere Behauptung Longo's falsch, daß durch den Nucellus kein Nährmaterial aufgenommen werden könne wegen der Kutinisierung bzw. Verkorkung der Zellwände. Wohl beginnen die Außenwände der Epidermiszellen des Nucellus ringsum schon frühzeitig zu verkorken, — nicht sich zu kutinisieren, wie Longo schreibt — an der Halspartie sogar zu verholzen, so daß ihre Oberfläche für die Nahrungsaufnahme später wohl wenig mehr in Betracht kommen wird, doch die Chalaza, der gewöhnliche Weg der Nahrungszufuhr, ist nicht verkorkt (Fig. 11). Dieser Irrtum Longo's dürfte auf schiefe Schnitte zurückzuführen sein, welche an der Basis ein Stück verkorkter Epidermis des vorspringenden Nucellusbauches zeigten oder auch die Hypostase, jene verkorkten oder verholzten Zellen, welche auch bei anderen Pflanzen vorkommen und keineswegs die Nahrungsaufnahme hindern. Ein guter Medianschnitt zeigt, daß auf allen Stadien der Entwicklung eine mehr als genügend weite direkte Verbindung zwischen Nucellus und Funiculus besteht. Es steht also jedenfalls der normale Weg für die Zufuhr offen; daß er auch benützt wird, darauf deuten der reiche Inhalt hin, der sich hier ansammelt und umzuwandeln scheint, und die langgestreckten Zellen, welche vom Funiculus in den Nucellus führen (Fig. 11).

Somit ist jedenfalls sicher erwiesen, daß die Ernährungstheorie

in der Longo'schen Fassung absolut unhaltbar und unbegründet ist. Es bleibt noch die Frage, ob der Pollenschlauch vielleicht neben der Ernährung auf dem gewöhnlichen Wege in sekundärer Weise für die Nahrungszufuhr in Betracht komme. Diese Frage möchte ich auf Grund meiner Untersuchungen bejahen, jedoch auch nicht im Longo'schen Sinn und nicht im Hinblick auf seine Argumente. In keinem Fall ist der Pollenschlauch von Cucurbita trotz einiger äußerlichen Ähnlichkeit mit den Haustorien der Sympetalen auf dieselbe Stufe zu stellen, denn bei diesen bleibt der Embryosack in direkter Verbindung mit den haustorienbildenden Zellen. Diese wachsen innerhalb des Embryosackes, der mit ihnen an einer Partie auswächst und vorgeschoben wird, beispielsweise bei Mikropylhaustorien in die Mikropyle hinein. Bei gleicher Bedeutung des Cucurbitapollenschlauches müßte man dementsprechend erwarten, daß er sich zunächt fest an den Embryo-

Fig. 11. Cucurbita Pepo. Nucellusepidermis (*ne*) in ihrer Außenwandung verkorkt. Chalaza (*ch*) frei, nicht verkorkt. Innere Nucelluszellen (*n*) in Auflösung begriffen.

Fig. 12. Cucurbita Pepo. Nucellushals mit Pollenschlauch in den ersten Stadien der Embryoentwicklung. *p* Pollenschlauch; *a* in Auflösung begriffene Innenschicht des äußeren Integuments; *n* Nucellus; *i* inneres Integument; *es* Embryosackwand; *s* Synergiden; *em* Embryo; *en* Endosperm.

sack anlege und nach Auflösung der Mittelwände mit seinen Rändern mit ihm verwachse. Das ist aber nicht der Fall. Der Pollenschlauch wächst durch den Nucellushals hindurch und dringt bis an die Wand des Embryosackes vor. Dort macht er Halt, ohne sich mit dem Embryosack direkt zu verbinden, geschweige mit dem Embryo, wie Longo meinte. Der Embryo ist vielmehr mit seiner Radicula gewöhnlich seitwärts gerichtet und durch eine dünne Endospermschicht von der Embryosackwand und dem Pollenschlauch getrennt (Fig. 12).

Demnach kann der Pollenschlauch wegen Mangels einer festen Verbindung nicht als Haustorium des Embryos oder Embryosackes betrachtet werden. Allerdings ist damit noch nicht die Möglichkeit ausgeschlossen, daß in anderer Weise ein Übertritt von Nährmaterial aus dem Pollenschlauch in den Embryosack stattfindet. Man könnte daran denken, daß der Embryosack durch ausgeschiedene Enzyme Material des benachbarten Pollenschlauches löse und dann in sich aufnehme. Zu dieser Annahme ist zu bemerken:

Sie ist jedenfalls für die ersten Entwicklungsperioden des Embryos kaum berechtigt. Denn das aufgenommene Material müßte entweder direkt zum Aufbau des Embryos benützt werden oder zunächst der Endospermbildung zugute kommen. Beides scheint nicht der Fall zu sein. Denn wir sehen alsbald nach der Befruchtung wohl eine lebhafte Endospermentwicklung, doch fast kein Wachstum der Eizelle. Dabei ist zu dieser Zeit der Pollenschlauch schon mächtig entwickelt, er zeigt schon die Ausbauchung und Ausstülpungen, wenn auch nicht in ihrer endgültigen Größe, und ist dicht mit Inhalt erfüllt. Würde der Embryo aus ihm Material zugeführt erhalten zu seinem Aufbau, so müßte er sich schon gleichzeitig mit dem Endosperm entwickeln, und zwar müßte sein Wachstum entsprechend dem reichen Inhalt des Pollenschlauches sogar ein sehr energisches sein. Das ist aber, wie gesagt, nicht der Fall. Erst nachdem das Endosperm bereits den größten Teil des Nucellus verdrängt hat, setzt auch bei ihm ein entsprechendes Wachstum ein.

Aber auch für die Endospermbildung könnte ein solches Material anfangs nicht verwendet werden. Denn für die erste Endospermbildung kommt nachweisbar unbedingt die im Embryosack vorhandene Stärke und der Inhalt der umgebenden Nucelluspartie in Betracht. Die Stärke stammt aber nicht, wie Schleiden in einem Artikel der Flora 1845 meinte, vom Pollenschlauch, sondern, wie bereits Kirkwood nachwies, aus dem reichlichen Öl der Umgebung. Denn sie ist schon vor dem Erscheinen des Pollenschlauches vorhanden, und mit ihrem Auftreten schwindet das Öl um den Embryosack herum; andererseits schwindet auch die Stärke im Embryosack mit der beginnenden Endospermentwicklung, ein deutlicher Beweis, daß sie das Baumaterial des ersten Endosperms darstellt. Doch abgesehen von dieser Beobachtung läßt sich rein theoretisch sagen: Das Nährmaterial des Embryosackes und seiner nächsten Umgebung muß sogar zuerst zur Endospermbildung verbraucht werden, sonst könnten Endosperm- bzw. Embryosack sich gar nicht entsprechend ausbreiten, eine andere Zufuhr von Nahrung wäre darum für den Anfang geradezu zweckwidrig. Wenn darum eine

Nahrungsaufnahme in der Art der obigen Annahme stattfindet, so kann es nur in einer späteren Entwicklungsperiode sein.

Für diese gebe ich die Möglichkeit zu, daß der Embryosack außer den Nucelluszellen auf die genannte Weise auch dem Pollenschlauch Material entziehen könne. Daß es wirklich geschehe, dafür läßt sich allerdings kein anderes positives Argument anführen als die Tatsache, daß das vordere kräftige Pollenschlauchende mit seinem reichen Inhalt in der Nähe liegt; auch könnte man geneigt sein, den Synergiden am Scheitel des Embryosackes wegen ihrer auffallenden Gestalt und Größe eine Bedeutung bei einer solchen Nahrungsaufnahme zuzuschreiben. Doch zeigen die Synergiden bei allen Gattungen im wesentlichen dasselbe Aussehen, auch wenn nur ein kleiner Pollenschlauch vorhanden ist, sowie auch schon vor der Befruchtung. Doch wenn auch trotz der mangelnden Begründbarkeit eine solche Nahrungsaufnahme stattfindet, so kann sie immer nur von ganz untergeordneter Bedeutung sein, da ja in dieser Periode das ganze gewaltige Nucellusmaterial zur Verfügung steht und auch verbraucht wird. Diese negative Argumentation gewinnt noch sehr an Gewicht, wenn sich positiv zeigen läßt, daß der Inhalt des Pollenschlauches im wesentlichen in anderer Weise verwendet wird. Und das ist der Fall.

Fig. 13. Cucurbita Pepo. Nucellushals (*n*) mit Pollenschlauch (*p*), gegen die Reife zu (Längsschnitt). *s* Synergiden; *en* Endosperm; *em* Radicula des Embryos.

Fig. 14. Cucurbita Pepo. Nucellushals mit verzweigtem Pollenschlauch (*p*), gegen die Reife zu (herauspräpariert). *n* Nucellus mit reichlicher Stärke.

Was für den Embryosack abzulehnen war, trifft für den Nucellus zu, der Pollenschlauch fungiert als Haustorium desselben. Wir sehen einerseits eine innige Verbindung des Pollenschlauches mit dem ausgehöhlten Nucellushals, eine enge Anschmiegung und schließliche Verwachsung, also die Vorbedingung für ein Haustorium, und können andererseits eine tatsächliche Abgabe herbeigeschafften Nährmaterials an den umgebenden Nucellushals konstatieren. Denn wir gewahren nicht nur während der Entwicklung, wie gerade dieser Teil des Pollenschlauches und diese Nucelluspartie abwechselnd stärkereich und stärke-

arm sind, sondern auch wie gegen die Reife zu der Stärkereichtum im Pollenschlauch abnimmt und allein noch in dieser Nucelluspartie zu beobachten ist. Während der Entwicklung wird dieses Material natürlich vom Hals aus den abwärts gelegenen Nucelluszellen mitgeteilt, was auch direkt aus deren reichem Inhalt zu erkennen ist. Auch die feinen parallelen Verdickungsstreifen, die bei der Reife in den Wänden dieser Zellen bei manchen Gattungen zu bemerken sind, so bei Luffa, Cucumis, Echinocystis, Benincasa, Bryonia und Sicyos, dürften auf eine solche leitende Tätigkeit dieser Nucelluspartie hinweisen.

Der ganze Inhalt des Pollenschlauches wird übrigens nicht abgegeben, seine vordere, gegen den Embryosack zu gelegene, mehr plasma- und schleimhaltige Partie, scheint erhalten zu bleiben als Pfropf für die durch sein Eindringen erzeugte große Öffnung, wodurch jedenfalls der Zweck erreicht wird, den Embryo gegen schädliche Einflüsse von außen zu schützen. So dient denn der Pollenschlauch einerseits dazu, dem Nucellus Nährmaterial zuzuführen, und andererseits als Pfropf und für eine direkte Abgabe an den Embryosack dürfte nur wenig Material bleiben. Und das gilt nicht nur für Cucurbita, sondern für alle Cucurbitaceen, bei allen Gattungen obwalten im wesentlichen die gleichen Verhältnisse.

Fig. 15. Echinocystis lobata. Nucellushals (*n*) mit gewölbtem Pollenschlauch (*p*), gegen die Reife zu. *w* Wandung im Pollenschlauch; *n* Nucellushals mit Stärke; *en* Embryosack mit Endosperm; *em* Embryo.

Fig. 16.

Der Größe des Pollenschlauches und der Wölbung und den Ausstülpungen kommt keine wesentliche Bedeutung zu, sie hängen von der Größe des Pollenkornes und von der Ernährung auf dem Wege zum Embryosack und dem dadurch bedingten, mehr oder minder energischen Wachstum ab im Zusammenhalt mit dem verschieden großen Widerstand der einzelnen berührten Stellen des langen Nucellushalses. Darum treten sie einerseits nicht bei jedem Schlauch von Cucurbita in gleichem Maße auf und sind andererseits auch bei anderen Gattungen häufig in kleinem Maßtab zu bemerken (Fig. 15 und 16).

Aber auch der Pollenschlauch selber ist nicht das Wesentliche bei dieser sekundären Nahrungsaufnahme der Cucurbitaceen, das Wesentliche ist vielmehr der Nucellushals. Das geht allein schon daraus hervor, daß sie auch stattfindet in den Fällen, wo bei der parthenogenetischen Gattung Cucumis kein Pollenschlauch vorhanden ist. Doch auch in den anderen Fällen dienen die Zellen des Nucellushalses zur direkten Aufnahme von Nährmaterial, soweit sie nicht zerstört sind. Nur die Außenwände der Epidermis dürften auf späteren Stadien wegen ihrer Verkorkung und teilweisen Verholzung kaum mehr in Betracht kommen, sie bilden gewissermaßen ein festes Rohr um das innere Leitungsgewebe. Somit erscheint der Pollenschlauch als ein nicht notwendiges, sondern nur bei gebotener Gelegenheit benütztes Hilfsorgan des Nucellus zur Nahrungsaufnahme. Er wird herangezogen zum Ersatz für die von ihm zerstörten Leitungszellen des Nucellus und fungiert dann in gleicher Weise wie diese selbst.

Fassen wir das Ergebnis kurz zusammen, so läßt sich sagen: Die Ernährungstheorie Longo's, bei Cucurbita sei der Pollenschlauch der einzige Weg zur Nahrungszufuhr für den Embryo, ist falsch. Allen Cucurbitaceen kommt die normale Nahrungszufuhr durch die Chalaza zu. Auch eine sekundäre direkte Zufuhr durch den Pollenschlauch kann jedenfalls nicht in der Longo'schen Weise stattfinden. Auf andere Weise wäre sie wohl möglich, doch ist sie nicht beweisbar und kann im Falle der Wirklichkeit nur unbedeutend sein. Dagegen findet bei allen Cucurbitaceen eine sekundäre Nahrungszufuhr durch den Nucellushals statt, wobei auch der Pollenschlauch als Hilfsorgan verwendet werden kann.

II. Besonderheiten in der Samenentwicklung der einzelnen Gattungen.

Nachdem im ersten Teile dargelegt wurde, was allen Cucurbitaceen in der Samenentwicklung gemeinsam ist, sollen im folgenden die Besonderheiten der einzelnen Gattungen hervorgehoben werden, so weit sie nicht schon vergleichsweise im allgemeinen Teil erwähnt wurden.

1. Benincasa (Fig. 17).

In der Entwicklung der Samenanlagen bei B. fällt die sehr ausgedehnte Bildung von Schichtzellen auf, durch welche die Sporenmutterzelle und damit auch der Embryosack 20—30 Lagen tief in den Nucellus verschoben wird. Die Samenschale weist kurze, kubische Epidermiszellen auf mit nur geringen haarförmigen Wandverdickungen. Die

hypodermale Schicht *e''* umfaßt 6—8 Lagen radial gestreckter Zellen, die an den Kanten oft Interzellularen bilden, sonst aber durch zahlreiche Tüpfelkanäle verbunden sind. Die inneren Lagen werden immer kürzer und bilden so einen Übergang zu der Hartschicht *e'*, deren Zellen kubisch ausgebildet sind und ein kleines Lumen mit ausgezogenen Fortsätzen besitzen, die mit den benachbarten teilweise in Verbindung stehen.

Fig. 17. Fig. 18. Fig. 19. Fig. 20.

Fig. 17. Benincasa cerifera. Reife Samenschale im Querschnitt. *e* Epidermis mit Cuticula; *e''* hypodermale Schicht; *e'* Hartschicht; *h* „Sternschicht", ursprünglich hypodermale Schicht; *ig* Innengewebe des äußeren Integuments; *n* Nucellusreste mit verdickter Epidermiswand; *en* Endospermrest; *em* Embryo; *t* Typfel; *iz* Interzellularen; *l* Zellumen; *ct* Cuticula.

Fig. 18. Lagenaria. Querschnitt durch die äußere Partie der reifen Samenschale. Die drei aus der Epidermis hervorgegangenen Schichten. Die übrigen Schichten wie bei Benincasa (Fig. 17). *v* Verdickungsleisten; *l* Zellumen.

Fig. 19. Cucurbita Pepo. Querschnitt durch die äußere Partie der reifen Samenschale. Die übrigen Schichten wie in Fig. 17. *c* Karpellhülle; *h* ursprüngliche hypodermale Schicht, „Sternschicht".

Fig. 20. Cucumis sativa. Querschnitt durch die äußere Partie der Samenschale. Die übrigen Schichten wie in Fig. 17. *z* Sternzelle auf einem zitzenförmigen Fortsatz getroffen.

2. Lagenaria (Fig. 18).

L. bildet 10—15 Schichtzellen, ehe die Sporenmutterzelle sich teilt. Die Epidermiszellen des äußeren Integumentes sind langgestreckt und mit verzweigten Verdickungsleisten versehen. Die hypodermale

Schicht *e''* setzt sich aus 10—12 Reihen etwas unregelmäßiger, polyedrischer Zellen zusammen, welche ebenfalls Zwischenräume bilden. Die Hartschicht *e'* teilt sich ebenfalls, wie ich zweifellos feststellen konnte. Sie weist im reifen Zustande drei Reihen rundlicher Zellen auf mit kleinem verzweigten Lumen; die Schicht *h* umfaßt 3—5 Lagen (Lagenaria vulgaris).

3. Cucurbita (Fig. 19).

Bei C. Pepo wird die Sporenmutterzelle zur Zeit der Tetradenbildung von etwa 20 Schichtzellen überdeckt. Im Embryosack fallen die großen Synergiden auf, die zur Zeit der Befruchtung zwei Drittel der Embryosacklänge erreichen. Sie besitzen in ihrem unteren Teile eine große Vakuole, oben sind sie hyalin und sehr fein gestreift. Sie bleiben beinahe die ganze Periode der Samenentwicklung hindurch erhalten und können durch ihre Größe und starke Färbbarkeit den Eindruck erwecken, als ob sie vom Pollenschlauch Material erhalten würden; indes haben sie dieses Aussehen schon vor dessen Erscheinen. Die Epidermiszellen der Samenschale sind sehr lang gestreckt, nehmen etwa ein Drittel der ganzen Samenschale ein und sind in ihren Wänden mit starken, verzweigten Verdickungsleisten ausgerüstet. Die Schicht *e''* besteht aus vier Reihen kleiner, rundlicher, netzförmig verdickter Zellen ohne oder mit nur kleinen Zwischenräumen. Die Zellen der Hartschicht sind ein klein wenig radial gestreckt, 0-förmig. Die vierte Schicht umfaßt 5—6 Zellreihen, die ähnlich ausgebildet sind wie die der zweiten, doch große Interzellularen erzeugen.

Das innere Integument weist drei Schichten auf, doch manchmal an der Basis auch vier. Der Pollenschlauch ist sehr groß, stark bauchig und meist mit mehreren größeren oder kleineren Aussackungen versehen; er geht auch aus dem größten Pollenkorn hervor. Longo betont, daß C. ein von dem der übrigen Gattungen verschiedenes Leitungsbewebe aufweise; dasselbe scheint wohl etwas anders ausgebildet, besonders in vorgeschrittenerer Entwicklung, doch ist diese Verschiedenheit lediglich auf nachträgliche Verwachsung der benachbarten Zellränder und reichen Inhalt zurückzuführen, der mehr Teilungen veranlaßt und so ein stärker entwickeltes Leitungsgewebe schafft.

4. Cucumis (Fig. 20).

Die Sporenmutterzelle von C. sativa wird durch eine sehr große Reihe von Schichtzellen tief ins Innere des Nucellus verlagert, der dünne Nucellushals nimmt ja mehr als die Hälfte des ganzen Nucellus ein. Die Epidermiszellen sind bei dieser Gattung am längsten, sie

nehmen zwei Drittel des ganzen Durchmessers der Samenschale ein und tragen nur an den, in der Horizontalebene liegenden Längstwänden Verdickungsleisten, und zwar von stabförmiger Form. Daß sie nach oben in eine Spitze auslaufen, wie Fickel und nach ihm Harz meinte, dürfte auf einer Täuschung infolge verschiedener Lichtbrechung beruhen. Die Schicht *e''* besteht nur aus einer Lage etwas verdickter, tangentialgestreckter Zellen mit Fortsätzen und Interzellularen, die Hautschicht aus einer Lage kubischer, stark porös verdickter Zellen. Auch die Schicht *h* wird nur durch eine Zellreihe gebildet. Der Pollenschlauch ist verhältnismäßig klein und ohne Wölbung und Ausstülpung, doch konnte beides auch in ein paar Fällen beobachtet werden. Bei C. Melo weist die stabförmige Verdickung der Palisaden kleine Verästelungen auf und die Schicht *e''*, sowie *h* teilen sich ein paar Mal; sonst stimmt diese Art mit C. sativa überein.

Fig. 21. Fig. 22. Fig. 23.

Fig. 21. Luffa aegyptiaca. Querschnitt durch die äußere Partie der Samenschale. Die inneren Schichten wie in Fig. 17. *v* haarförmige Verdickungsleisten; *vd* Wandverdickung durch starke aufeinander gelagerte Schichten; *l* Zellumen.

Fig. 22. Momordica charantia. Querschnitt durch die äußere Partie der Samenschale. Die übrigen Schichten wie in Fig. 17. *c* die aus dem Karpell stammende rote Samenhülle.

Fig. 23. Trichosanthes anguina. Querschnitt durch die äußere Partie der Samenschale. Die übrigen Schichten wie in Fig. 17.

5. Citrullus.

C. vulgaris stimmt abgesehen von der starken Verdickung seiner Epidermisoberfläche und der mangelnden Verzweigung der Verdickungsleisten ganz mit Lagenaria vulgaris überein (vgl. Fig. 18).

6. Luffa (Fig. 21).

Bei L. cylindrica teilt sich die Sporenmutterzelle schon wenige Schichten unter der Epidermis und erzeugt öfters nur drei Tochter-

zellen, indem sich die äußere nicht mehr teilt, sondern alsbald verkümmert. Die Epidermiszellen werden nur wenig radial gestreckt und zeigen nur unbedeutende oder keine Verdickungsleisten in den Wänden. Die hypodermale Schicht besteht aus drei Lagen kleiner kubischer Zellen, denen sich eine vierte, bedeutend größere anschließt mit stark verdickten Wänden als Übergang zur Hartschicht *e'*, die sehr lang gestreckte und überaus stark verdickte Zellen zeigt. Das übrig bleibende Lumen ist nur ein kleiner Spalt im oberen Drittel und manchmal außerdem noch an der Basis der Zellen. Die Verdickung läßt im oberen Teil drei übereinander gelagerte Schichten erkennen.

Die Schicht *h* setzt sich aus ein paar Zellagen zusammen. Die im physiologischen Teile erwähnten netzförmigen oder meist parallelen feinen Verdickungen in den reifen Zellen des Nucellus treten hier besonders deutlich hervor. Der Pollenschlauch ist groß, doch ohne Wölbung und Aussackung. L. aegyptiaca zeigt in allen Punkten dieselben Erscheinungen.

7. **Momordica** (Fig. 22).

Bei M. ist der große Eiapparat auffallend; die Synergiden erinnern durch ihre Größe sehr an die von Cucurbita. Die Epidermis der Samenschale ist verschieden ausgebildet. An einzelnen Stellen sind die Zellen radial gestreckt, an benachbarten sind sie wiederum sehr kurz, indem sie zur Verstärkung der hypodermalen Schicht aufgeteilt wurden. Ihre Außenwandung ist stark verdickt, in den übrigen Wänden sind Verdickungsleisten kaum wahrnehmbar. Die hypodermale Schicht umfaßt 10—20 Reihen länglich-runder, verdickter Zellen, die von außen nach innen an Größe und Stärke der Verdickung zunehmen und unvermerkt in die dritte Schicht überleiten. In der äußeren Partie bilden diese Zellen Interzellularen, außen wie innen stehen sie durch Tüpfelkanäle in Verbindung miteinander.

Die eigentliche Hartschicht besteht aus ähnlichen, nur stärker porös verdickten Zellen, die ebenfalls durch Ausläufer des Lumens in Verbindung stehen. Auffallend ist das Verhalten des Gefäßbündels, das nicht wie gewöhnlich sich nur auf die Gegenseite der Raphe fortsetzt, sondern sich an der Chalaza verzweigt und mit diesen Ästen die Samenanlage auf dem ganzen Umfang längs durchzieht. Der Pollenschlauch ist ziemlich groß und zeigt zuweilen kleine, jedoch deutliche Aussackungen.

8. **Trichosanthes** (Fig. 23).

Bei Tr. ist die Sporenmutterzelle durch eine Reihe von 10—12

Zellen in das Nucellus-Innere verlagert und erzeugt gewöhnlich nur drei Tochterzellen, deren unterste zum Embryosack wird. Die Epidermiszellen der Samenschale sind stark radial gestreckt und mit Verdickungsleisten versehen. Die hypodermale Schicht setzt sich aus 10—12 Lagen polygonaler Zellen zusammen, die mit ihren verdickten Wänden eng aneinander stoßen und durch Tüpfelkanäle miteinander verbunden sind. Die Hartschicht ist teilweise verdoppelt und wird durch kubisch stark verdickte Zellen gebildet (Tr. anguina).

9. **Bryonia** (Fig. 24).

Die Sporenmutterzelle liegt bei der Tetradenbildung etwa 10 Zelllagen tief im Nucellus. Die Epidermiszellen der Samenschale erreichen an Länge etwa ein Drittel des Durchmessers und sind im Zustand der Reife mit kräftigen verzweigten Verdickungsleisten ausgerüstet. Auch die Außenfläche ist stark verdickt. Die zweite Schicht besteht nur aus einer einzigen Reihe kleiner verdickter, tangential etwas gestreckter Zellen mit verästeltem Lumen. Die Hartschicht ist ebenfalls einreihig. Ihre Zellen sind sehr langgestreckt, länger als die Epidermiszellen, zur Oberfläche schief gestellt und durch aufgelagerte Schichten im Inneren derart verdickt, daß das Lumen nur mehr als enger Kanal erscheint, der nur oben und unten durch spitze Ausläufer etwas erweitert ist. Die Schicht *h* läßt die gewöhnlich sternförmige Ausbildung kaum erkennen. Das gilt für Br. alba und dioica.

10. **Thladiantha** (Fig. 25).

Die Epidermis der Samenschale setzt sich aus Zellen zusammen, die nur wenig radial gestreckt sind und fadenförmige Verdickungen der Wände besitzen. Die hypodermale Schicht besteht aus 6—8 Reihen polygonaler stark verdickter Zellen, die nach innen allmählich an Größe zunehmen und unvermerkt zur Hartschicht überleiten, die in gleicher Weise ausgebildet ist. Der Pollenschlauch ist im Verhältnis zu dem der übrigen Gattungen sehr klein (Thl. dubia).

11. **Echinocystis** (Fig. 26).

Während die bisher geschilderten Gattungen ihre Samenanlagen normal an drei Plazenten tragen, entwickelt E. lobata bald zwei, bald eine Placenta, jenachdem ein Fruchtblatt an beiden Rändern fertil ist oder je ein Rand von zwei verschiedenen Fruchtblättern. Die Epidermiszellen sind verschieden, indem die ursprünglich gleichlangen Zellen, ähnlich wie bei Momordica, stellenweise stärker aufgeteilt wurden, zu-

gunsten der zweiten Schicht. Die längeren Zellen bilden dann kleine Buchten, die etwas mehr verschleimt erscheinen. Doch sind die Zellen durchweg nicht groß und kaum verdickt.

In Korrelation zur ersten Schicht besteht die zweite, aus 2—6 Lagen stark verdickter Zellen mit spaltenförmig-verästeltem Lumen. Als Hartschicht treffen wir eine Reihe sehr großer Zellen, welche mit ihrer Länge den halben Durchmesser der Samenschale erreichen. Ihre starken peripherischen Verdickungen lassen ein Lumen übrig, das einem Bäumchen mit Stamm, Krone und Wurzeln sehr ähnlich sieht. Die

Fig. 24. Fig. 25. Fig. 26. Fig. 27.

Fig. 24. Bryonia alba. Längsschnitt durch die äußere Partie der Samenschale. Der Querschnitt würde die schiefgestellten Zellen *e'* nur abgeschnitten zeigen. Die übrigen Schichten wie in Fig. 17. *vd* durchweg stark verdickte Zellwand.

Fig. 25. Thladiantha dubia. Querschnitt durch die äußere Partie der Samenschale. Die übrigen Schichten wie in Fig. 17.

Fig. 26. Echinocystis lobata. Querschnitt durch die äußere Partie der Samenschale. Die übrigen Schichten wie in Fig. 17.

Fig. 27. Cyclanthera explodens. Querschnitt durch die äußere Partie der Samenschale. Die übrigen Schichten wie in Fig. 17. *l* Zellumen; *iz* Interzellularen; *z* Querschnitt durch einen zitzenförmigen Fortsatz.

Schicht *h* setzt sich aus ein paar Zellagen zusammen, deren Wände sich netzförmig verdicken. Der Pollenschlauch ist sehr groß und ausgebaucht und geht aus einem Pollenkorn hervor, das an Größe dem von Cucurbita fast gleich kommt.

12. **Cyclanthera** (Fig. 27).

Bei C. obwalten in der Plazentenbildung die gleichen Verhältnisse wie bei Echinocystis. Die Epidermis der Samenschale bildet kubische Zellen mit fadenförmigen Verdickungsleisten in den Wänden. Die hypodermale Schicht umfaßt 4—5 Reihen rundlicher, in Fortsätze aus-

gezogener und schwach verdickter Zellen mit großen Interzellularen. Als Hartschicht fungiert eine Lage kubischer Zellen mit starken Verdickungen und verästeltem Lumen; durch die Äste sind benachbarte Zellen verbunden. Die Schicht *h* ist einreihig. Der Pollenschlauch ist sehr groß und ausgebaucht. Das gilt im wesentlichen für C. pedata und explodens.

13. Ecballium (Fig. 28).

Bei Ecballium zeigen die langgestreckten Epidermiszellen in jeder Wand 3—4 aus Haarbündeln bestehende Verdickungsleisten, die oft noch durch ebensolche Brücken quer verbunden sind. Die Außenwandung der Epidermis ist sehr dick. Die hypodermale Schicht wird durch eine einzige Reihe etwas verdickter, ovaler Zellen gebildet. Die Zellen der Hartschicht sind radial sehr in die Länge gestreckt und zeigen ein sehr eingeengtes Lumen, ähnlich wie bei Bryonia, doch auf der ganzen Länge verzweigt. Eine Samenhülle kommt nicht zustande, weil der Inhalt des Fruchtknotens bei Ech. ja in eine schleimige Flüssigkeit aufgelöst wird. Der Pollenschlauch besitzt eine mittlere Größe und ließ auch Spuren von Auswölbung und Ausstülpung erkennen.

Fig. 28. Fig. 29.

Fig. 28. Ecballium elaterium. Querschnitt durch die äußere Partie der Samenschale. Die übrigen Schichten wie in Fig. 17. *v* haarbündelige Verdickungsleisten mit Verbindungsbrücken *b*.

Fig. 29. Sicyos angulata. Querschnitt durch die reife Samenschale. *vd* schichtig verdickte Zellwand; *v* haarförmige Verdickungsleisten. Erklärung der übrigen Zeichen aus Fig. 17 ersichtlich.

14. Sicyos (Fig. 29).

Bei S. angulata enthält der Fruchtknoten nur eine einzige Samenanlage an der einzigen ausgebildeten Placenta. Die Sporenmutterzelle wird durch eine sehr lange Reihe von Schichtzellen ins Innere des Nucellus verlagert, so daß sie der Chalaza näher liegt als dem Scheitel. Die Epidermis wird durch kubische Zellen mit haarförmigen Verdickungsleisten gebildet. Die zweite Schicht besteht nur aus einer einzigen Reihe von sehr kleinen, verdickten Zellen. Die Hartschicht weist ebenfalls eine Reihe auf, doch sehr große, radial gestreckte Zellen, deren Lumen durch periphere Verdickung auf einen ganz engen Kanal redu-

ziert ist. Die schichtweisen Auflagerungen der Verdickung sind gut zu unterscheiden. Die Schicht *h* umfaßt 5—6 Reihen sternförmiger Zellen mit großen Zwischenräumen. Für S. bryoniaefolius gilt dasselbe, nur ist die hypodermale Schicht nicht ein-, sondern zweireihig.

15. Sechium.

Bei S. standen mir leider nur wenige junge Samenanlagen zur Verfügung, an denen ich feststellen konnte, daß das innere Integument noch mehrschichtig ist, besonders an der Basis bis zu 10 Zellreihen aufweist, was zur Stütze meiner Anschauung dient, daß das innere Integument der Cucurbitaceen in Rückbildung begriffen ist.

Die Betrachtung dieser Besonderheiten der einzelnen Gattungen ergibt, daß dieselben vor allem in der verschiedenen Dicke und Ausbildung der allen Gattungen gemeinsamen Schichten der Samenschale bestehen. Die verschiedene Ausbildung zeigt sich in der Form der einzelnen Zellen und in charakteristischen Wandverdickungen. Auch in der Kalottenbildung über dem Embryosack zeigen sich bedeutende Schwankungen in bezug auf ihre Dicke. Daneben fällt noch die verschiedene Gestalt des Pollenschlauches auf und das Verhalten der Sporenmutterzelle, die zuweilen nur drei Tochterzellen erzeugt.

B. Die Samenentwicklung der Caricaceen.

1. Die Entwicklung vor der Befruchtung.

Bei der Schilderung der Samenentwicklung der Caricaceen muß ich mich zum Teil auf die Angaben von Van Tieghem stützen, nach welchen die Samenentwicklung bei allen Caricaceen gleich ist. Denn mir selber stehen von den fünf Gattungen der Familie nur Carica Papaya und Jaracatia zur Verfügung, während Van Tieghem außer Carica noch Mocinna und Vasconcellea untersuchte. Die vollständige Entwicklung von den jüngsten Stadien an konnte ich sogar nur an Carica allein verfolgen. Doch reicht die Untersuchung im Verein mit den Literaturangaben hin, die Entwicklungsgeschichte der Caricaceen in den wesentlichen Punkten darzustellen.

Die Samenanlagen der Caricaceen entstehen gewöhnlich an fünf Fruchtblättern, die ebenso viele parietale Plazenten bilden. Jedoch zeigt sich speziell bei Carica eine große Variabilität in der Fruchtblatt- und Plazentenzahl. Es treten nicht selten 10 Fruchtblätter mit 10 Plazenten auf, andererseits auch drei Plazenten und alle Zwischenstufen. Dabei können die Plazenten mehr oder weniger tief in die Fruchtknotenhöhle hineinragen oder in der Mitte verwachsen und so einen

mehrfächerigen Fruchtknoten erzeugen. Verwachsen sind die Plazenten bei Vasconcellea und Jaracatia, die einen fünffächerigen Fruchtknoten haben. Carica Papaya weist gewöhnlich einen einfächerigen Fruchtknoten auf, bei Carica cundinamarcensis und einer C. hybrida fand ich ihn fünffächerig. Doch treffen wir auch hier ähnlich wie bei der Fruchtblatt- und Plazentenzahl alle möglichen Variationen innerhalb derselben Art. Es können außer fünf freien oder fünf verwachsenen Plazenten unter den fünf auch zwei oder drei verwachsen und die übrigen frei bleiben, jedoch auch fertil sein, auch sechs verwachsene Plazenten und damit einen sechsfächerigen Fruchtknoten habe ich beobachtet. Ebenso tritt der Fall häufig auf, daß die inneren fünf Fruchtblätter zu einem einfächerigen Fruchtknoten mit fünf freien Plazenten verwachsen und die ebenfalls ziemlich weit entwickelten Fruchtblätter des äußeren Kreises frei bleiben und je einen eigenen einfächerigen Fruchtknoten bilden. Das habe ich bei Carica Papaya gefunden.

Die Samenanlagen treten in überaus großer Zahl auf und sind nicht auf die Plazenten beschränkt, sondern entwickeln sich oft auf der ganzen Oberfläche der Fruchtblätter, besonders wenn die Ränder nur auf einer kurzen Strecke verwachsen sind. Ihrem Aufbau nach sind die Samenanlagen anatrop, mit Rücksicht auf ihre Stellung im Fruchtknoten apotrop, doch ist diese Stellung nicht durchweg konstant. Sie besitzen zwei Integumente und einen vielschichtigen Nucellus mit einer Kalotte über dem Embryosack. Das erste Anzeichen der beginnenden Samenentwicklung ist das Auftreten eines kleinen Höckers auf dem Fruchtblatt oder der Plazenta. Der Höcker bildet einen langen Funiculus; sobald sich dieser zu krümmen beginnt zeigen sich die ersten Spuren des äußeren Integumentes. Durch hypodermale Teilungen wird das Dermatogen etwas vorgewölbt und seinerseits ebenfalls zur Teilung veranlaßt. Eine Zelle streckt sich in die Länge und teilt sich dann durch eine perikline Wand. Aus der äußeren Tochterzelle geht die Epidermis des äußeren Integumentes hervor und aus der inneren das Innengewebe, so daß das ganze äußere Integument aus der Epidermis

Fig. 30. Carica Papaya. Anlage des äußeren Integuments (*a*). *as* Archesporzelle.

Fig. 31. Carica Papaya. Anlage des inneren Integuments (*i*). *m* Sporenmutterzelle zweigeteilt.

hervorgeht (Fig. 30 und 31), im Gegensatz zu jenem der Cucurbitaceen, an dessen Aufbau sich auch hypodermale Zellen beteiligen. Die zuerst aufgetretenen hypodermalen Teilungen bilden bei den Caricaceen nur eine Art basale Stütze für das eigentliche Integument. Nachdem das äußere Integument in der Länge etwa 4—5 Zellagen erreicht hat, beginnt sich etwas höher am Nucellus das innere Integument in ähnlicher Weise zu entwickeln. Beide wachsen gleichmäßig mit der ganzen Samenanlage heran und überragen zuletzt den Nucellusscheitel, wodurch ein Endo- und Exostom entsteht.

Fast gleichzeitig mit der ersten Anlage des äußeren Integumentes tritt in der hypodermalen Zellschicht des Nucellusscheitels das Archespor auf (Fig. 30). Nach dessen Teilung wird die Sporenmutterzelle durch 6—8 Schichtzellen in das Innere verlagert, wo sie dann 3—4 Sporenzellen (Fig. 32) bildet, von denen eine zum Embryosack wird, während die anderen verkümmern. Die Zahl wechselt, indem sich von den ersten Tochterzellen manchmal nur eine teilt, manchmal aber beide. Ebenso wird nicht immer dieselbe Zelle zum Embryosack. Ich konnte unzweideutig feststellen, wie sich bald die oberste, bald die unterste dazu entwickelt. Demgemäß ist die Behauptung Usteris, daß immer Tetraden gebildet werden und sich stets die oberste Zelle zum Embryosack entwickelt, richtig zu stellen. Die Entwicklung des Embryosackes ist eine normale. Der Eiapparat ist klein, insbesondere im Vergleich mit dem der Cucurbitaceen.

Fig. 32. Carica Papaya. Samenanlage zur Zeit der Titradenbildung. *sp* Sporenmutterzelle viergeteilt; *g* Gefäßbündelanlage; *a* äußeres, *i* inneres Integument.

2. Die Entwicklung nach der Befruchtung.

Die Befruchtuug der Caricaceen wird durch einen kräftigen Pollenschlauch vermittelt, der in vielen Fällen beim Eintritt in den Nucellus, ähnlich wie bei Cucurbita, sich etwas wölbt und kleine Aussackungen bildet. Das Pollenkorn kann durch Selbst- oder Fremdbestäubung auf die Narbe gebracht werden. Selbstbestäubung hat für Carica schon Baillon und Solms festgestellt; für die Correaeform von Carica ist nach Usteri Kleistogamie sicher, die Hauptrolle in der Bestäubung spielen aber nach Friedrich Müller bestimmte Nachtschmetterlinge.

Usteri wollte für die diözische Form an Stelle der Fremdbestäubung Parthenogenese setzen, da Entwicklung regelmäßig auch eintrete, wenn meilenweit im Umkreis keine männliche Pflanze zu finden sei und da er in den Samen von Carica trotz sehr vieler Schnitte niemals einen Pollenschlauch geseheu habe. Jedoch schon seine eigenen Versuche, die Parthenogenese experimentell zu beweisen, fielen sämtliche negativ aus. Ich selber habe auf jedem Medianschnitt einen wohlentwickelten Pollenschlauch feststellen können und außerdem gefunden, daß bei der diözischen Form an der weiblichen Pflanze von Carica nicht selten auch einzelne Zwitterblüten vorhanden sind, wodurch auch bei Abwesenheit von männlichen Exemplaren Bestäubung ermöglicht wäre. Sicher ist dagegen, daß bei Carica Parthenokarpie vorkommt. Es treten normal ausgebildete Früchte auf ohne einen einzigen Samen, sowie Früchte mit verkümmerten Samenanlagen; auch Früchte mit scheinbar normal ausgebildeten Samen, die jedoch keinen Embryo entwickelt haben, finden sich. In diesem letzteren Falle konnte ich allerdings immer einen Pollenschlauch und Endosperm nachweisen, während die Eizelle entweder ungeteilt geblieben war oder nur eine Teilungswand gebildet hatte, also nach vorausgegangener Befruchtung verkümmert war. Usteri hat das gleiche beobachtet, allerdings auch wieder ohne den Pollenschlauch zu sehen.

Die gewöhnliche Erscheinung nach der Befruchtung ist eine rasche Vergrößerung des Embryosackes und in dessen Innerem eine lebhafte Endospermbildung. Dabei treten zunächst zahlreiche freie Kerne auf, vor allem in der Umgebung der Eizelle und an den Wänden des Embryosackes (Fig. 33). Allmählich füllt sich der Embryosack immer mehr mit Kernen und dichtem Inhalt. Zellwände treten aber erst später auf. Der Nucellus wird vom Endosperm ganz aufgezehrt, nur zusammengedrückte Membranen und die verdickten Außenwände seiner Epidermis erinnern schließlich noch an ihn, sowie die kleine Partie unter der Hypostase, die ja immer erhalten bleibt. Der Embryo wächst anfangs sehr langsam, erst nach der Entwicklung des Endosperms zeigt er stärkeres Wachstum. Das Endosperm wird von ihm nur zu einem geringen Teil aufgezehrt. Der fertige Embryo ist gerade gestreckt, besitzt eine sehr lange Radicula, ein kurzes Hypokotyl und an der Spitze abgerundete lamellige Kotyledonen. Die Antipoden schwinden schon zur Zeit der Befruchtung, ebenso erhalten sich auch die Synergiden nicht lange. Die Integumententwicklung tritt mit der Befruchtung auch in ein neues Entwicklungsstadium ein.

Vor allem gehen im äußeren Integument bedeutende Veränderungen

vor sich durch lebhafte Teilungen, die seinen Umfang um ein Vielfaches vergrößern und 3—4 verschiedene Schichten erzeugen (Fig. 35 und 36). Die Epidermis teilt sich hierbei nicht auf dem ganzen Umfang des Samens, sondern nur stellenweise und zwar einmal oder zweibis dreimal (Fig. 34), bei Jaracatia scheinbar gar nicht. Das Produkt ist ein dünnwandiges, in Wasser stark quellendes Gewebe aus isodiametrischen Zellen, das von mehreren Autoren als Arillus gedeutet wurde, jedoch einem solchen keineswegs entspricht, sondern die sogenannte Sarkotesta darstellt und vor allem zur Wasserspeicherung dient. Dieses Gewebe füllt auch die Vertiefungen aus, die an reifen,

Fig. 33. Carica Papaya. Samen im befruchteten Zustand. *e* Epidermis, bei *e'* geteilt; *h'* hypodermale Schicht, bei *h* ungeteilt oder weniggeteilt; *ig* Innengewebe; *g* Gefäßbündel ins innere Integument verlaufend; *p* Pollenschlauch; *hy* Hypostase.

Fig. 34. Carica Papaya. Querschnitt durch den ganzen Samen. *e* Epidermis, bei *e'* Epidermis 2—3 mal geteilt; *h* hypodermale Schicht aus polygonalen verholzten Zellen = Sklerotesta (Höcker); *h'* hypodermale Schicht aus langgestreckten unverholzten Zellen; *e* bzw. *e'* + *h'* = Sarkotesta (Gruben); *ig* kleinzelliges Innengewebe; *i* inneres Integument; *en* Nucellusrest und Endosperm; *em* Kotyledonen.

trockenen Caricasamen zu sehen sind und durch verschieden starke Ausbildung der zweiten Schicht erzeugt werden.

Diese zweite Schicht entsteht aus lebhaften Teilungen der hypodermalen Zellreihen, welche senkrechte oder etwas schräge Reihen von wenigen bis zu 60 Zellen hervorbringen, wodurch die erwähnten Vertiefungen und Höcker entstehen (Fig. 34 *e'* und *h*); übrigens wird an den Vertiefungen bei Carica die erste Reihe der hypodermalen Zellen ebenfalls oft bedeutend in die Länge gestreckt und der aus der Epidermis hervorgegangenen, darüberliegenden Sarkotesta ähnlich aus-

gebildet (Fig. 34*h'*). Sonst weisen die Zellen der zweiten Schicht eine unregelmäßige rundliche Form auf mit zitzenförmigen Fortsätzen, wodurch besonders in der äußeren Partie große Interzellularräume geschaffen werden (Fig. 35). Aus dieser Form erklärt sich auch, daß Klebs die „auffallende Verschiedenheit der Zellumina" betonen und Rüger sie bestreiten kann. In der gleichen Ebene wird nämlich ein Schnitt regelmäßig verschiedene Lumina zeigen, da die einen Zellen auf einem größeren Durchmesser (*l*), die anderen auf einem zitzenförmigen Fortsatz (*z*) getroffen werden. Bei etwas anderer Einstellung des Objektives werden auch diese Zellen größer erscheinen, weil der optische Schnitt jetzt einen größeren Durchmesser derselben Zellen zeigt.

Desgleichen erklärt sich aus dieser zugespitzten Zellform auch die „zweite helle Verdickungsschicht",

Fig. 35.

Fig. 35. Caria Papaya. Querschnitt durch die reife Samenschale. Die großzellige hypodermale Schicht *h* nur zu $^1/_6$ ihres Durchmessers dargestellt. *e* Epidermis; *ig* Innengewebe des äußeren Integuments; *i* inneres Integument; *n* Nucellusrest; *en* Endosperm; *z* zitzenförmiger Fortsatz einer Zelle geschnitten; *iz* Interzellularraum bzw. darunterliegende schief verlaufende Zellwand; *l* Zellumen; *vd* Wandverdickung; *k* Kristallzellen.

Fig. 36. Jasacatia conica. *e* Epidermis; *h* hypodermale Schicht (= Sklerotesta); *h'* hypodermale Zellschicht aus unverholzten Zellen; *e* + *h'* = Sarkotesta; *k* Kristallzellen; *i* inneres Integument mit den Palisaden *p* beginnend (Hartschicht); *n* Nucellusrest; *en* Endosperm.

Fig. 36.

die nach Rüger deutlich erkennbar ist, in Wirklichkeit aber nur durch die zwischen dem wahren und dem optischen Schnitt liegende schiefe Zellwand vorgetäuscht wird (Fig. 35*iz*). Nur die massige, braun erscheinende Verdickung (*vd*) ist tatsächlich vorhanden. Im reifen Zustand sind die Zellen dieser zweiten Schicht gleich den großen Interzellularen luftführend; da sie aber auch begierig Wasser ansaugen, schreibt ihnen Klebs für die Zeit der Keimung die Rolle eines Wasserbehälters zu. Nach innen geht die zweite Schicht allmählich über in eine kleinzellige Schicht, den Rest des schon vor der Befruchtung vorhandenen Innengewebes. Diese Schicht bleibt bei Jaracatia auch nach

der Befruchtung ganz ungeteilt, bei Carica aber erzeugt sie durch zahlreiche Teilungen ein überaus kleinzelliges Gewebe mit zahlreichen kleinen Verdickungsleisten auf den Innenwänden. In beiden Fällen hat sie die gleiche Funktion wie die vorhergehende.

Die innerste Zellreihe oder die innere Epidermis des äußeren Integumentes endlich verändert sich in der Weise, daß ihre Zellen eine kubische Gestalt annehmen, ihre Wände verdicken und im Inneren einen Kristallwürfel von oxalsaurem Kalk erzeugen (Fig. 35 und 36*k*).

Das anschließende innere Integument vermehrt seine Zellagen nicht mehr nach der Befruchtung. Seine äußeren Epidermiszellen wachsen auf die 5—6fache Länge heran, ohne an Breite zuzunehmen, so daß sie schmale, längliche, bei Jaracatia senkrecht und bei Carcia schrägstehende Palisaden bilden, deren Wände zur Zeit der Reife stark verdickt sind und nur ein spaltenförmiges Lumen frei lassen. Sie bilden die eigentliche Hartschicht der Caricaceen, die also im Gegensatz zu den Cucurbitaceen dem inneren Integument angehört. Die folgenden 2—3 Zellagen sind klein und abgerundet, doch auch stark verdickt, während der Rest sich nur wenig verdickt und zusammengepreßt wird.

Diese fünf Schichten bilden zusammen die mächtige Samenschale der Caricaceen, die sich also aus der weichen von der Epidermis stammenden Sarkotesta und der verholzten aus den hypodermalen Schichten des äußeren und dem inneren Integument gebildeten Sklerotesta zusammensetzt.

C. Die Samenentwicklung der Passifloraceen.

1. Die Entwicklung vor der Befruchtung.

Die Samenanlagen der Passiflaraceen entstehen an drei wandständigen Plazenten, die durch die verwachsenen Ränder der drei Fruchtblätter des einfachen Fruchtknotens gebildet werden. Diese Plazenten sind in der Regel sehr breit, so daß, ähnlich wie bei den Caricaceen, fast die ganze Innenfläche der Fruchtblätter mit Samenanlagen bedeckt ist. Ihrem Aufbau nach sind die Samenanlagen anatrop, mit Rücksicht auf ihre Stellung im Fruchtknoten apotrop. Sie besitzen einen vielschichtigen Nucellus mit einer Kalotte über dem Embryosack und zwei Integumente. Den Entwicklungsgang konnte ich nur an der Gattung Passiflora verfolgen, die mir in mehreren Arten zur Verfügung stand, als P. trifasciata, P. suberosa, P. quadrangularis und als Bastard in P. impératrice Eugénie. Die befruchteten Stadien konnte ich nur an P. suberosa verfolgen; doch läßt der Vergleich der Jugendstadien und der

reifen Samen keinen Zweifel, daß der Entwicklungsgang nach der Befruchtung auch bei den übrigen Passifloren derselbe ist. Daß aber die anderen Gattungen der Familie mit Passiflora im wesentlichen übereinstimmen, dafür spricht der Bau der reifen Samen, die ich an Herbarmaterial einiger Gattungen untersuchte, nämlich Adenia, Barteria, Paropsia, Pariopsis und Tryphostemma.

Verfolgen wir die Entwicklungsgeschichte der Samenanlagen von Passiflora, so sehen wir in der jungen Samenknospe im Gegensatz zu den Caricaceen zuerst das innere Integument auftreten, indem gewöhnlich zwei Zellreihen der Epidermis sich radial strecken und sich dann zu teilen beginnen. Fast gleichzeitig erscheint einige Zellagen tiefer die erste Spur des äußeren Integumentes in ähnlicher Weise (Fig. 37). Durch Längsteilung der Epidermis wird das äußere Integument gleich nach seiner Anlage gewöhnlich dreischichtig, doch kann es auch zweischichtig bleiben oder vierschichtig werden, und zwar bei derselben Art. Das konnte ich an Passiflora trifasciata und P. impératrice Eugénie schon auf jungen Stadien wahrnehmen.

Fig. 37.

Fig. 38.

Fig. 37 A u. B. Passiflora impératrice Eugénie. *i* inneres Integument; *a* äußeres Integument; *as* Archespor; *m* Sporenmutterzelle.

Fig. 38. Passiflora trifasciata. Samenanlage im befruchtungsreifen Stadium. *a* äußeres, *i* inneres Integument; *ar* Arillusanlage; *g* Gefäßbündel.

Auch ist das Integument gewöhnlich nicht auf dem ganzen Umfang der Samen gleich stark entwickelt, so daß ein und derselbe Same an der einen Partie zwei oder drei an einer anderen Stelle vier Lagen zeigen kann. Diese Erscheinung zeigt sich auch bei Adenia auf späteren Entwicklungsstadien. Das innere Integument weist ebenfalls zwei oder drei Zellreihen auf, jenachdem die Epidermis ungeteilt bleibt oder sich teilt. In dieser Dicke wachsen beide Integumente gleichzeitig mit dem Nucellus heran.

dessen Scheitel schließlich vom äußeren überragt wird (Fig. 38). Rücksichtlich des Ursprunges zeigt uns die Entwicklungsgeschichte auch, daß beide Integumente lediglich aus dem Dermatogen hervorgegangen sind.

Gleichzeitig mit der beginnenden Integumententwicklung tritt in der hypodermalen Schicht des Nucellusscheitels das Archespor auf. Die daraus hervorgehende Sporenmutterzelle wird durch 12—15 Schichtzellen in das Innere des Nucellus verlagert, wo sie 3—4 Sporenzellen erzeugt, von denen eine zum Embryosack wird, und zwar ähnlich wie bei Carica, bald die oberste, bald die untere. Die Entwicklung des Embryosackes ist eine normale.

Im Funiculus entwickelt sich in der gleichen Periode ein Gefäßbündel, das sich bis zur Chalaza fortsetzt. Am äußeren Umfang des Funiculus tritt zur Zeit der Befruchtungsreife in der Höhe des Nucellusscheitels ein Ringwulst auf, die Anlage des Arillus, der später eine Hülle um den ganzen Samen bildet. Die ersten Anfänge hierzu zeigen sich auf der der Samenanlage abgekehrten Seite (Fig 38).

2. Die Entwicklung nach der Befruchtung.

Die Befruchtung verläuft in normaler Weise; sie wird durch einen kräftig entwickelten Pollenschlauch vermittelt, der durch die Mikropyle eindringt. Die erste Folge der Befruchtung ist eine bedeutende Vergrößerung des Embryosackes, der sich rasch bis zur Chalaza ausdehnt. Zugleich treten in seinem Inneren zahlreiche freie Endospermkerne auf, in dichtes Plasma eingebettet. Zellwände werden erst später angelegt. Die fertigen Endospermzellen sind überall ganz gleichmäßig ausbildet und von gleichdichtem Inhalt erfüllt im Gegensatz zu jenen der Cucurbitaceen, die an der Peripherie viel kleiner und dichter sind als in der inneren Partie des Embryosackes. Dagegen erinnern Embryosack und Endosperm in ihrem Verhalten wie ihrem ganzen Aussehen sehr an die Caricaceen.

Genau wie dort wird auch der Nucellus allmählich vom Endosperm ganz aufgezehrt bis auf ein paar zusammengepreßte Membranen. Der Embryo bleibt lange Zeit klein und beginnt erst nach reichlicher Endospermbildung lebhaft zu wachsen. Das Endosperm wird von ihm nur zu einem Teile aufgezehrt, so daß er im reifen Samen noch von einer dicken Schicht desselben umgeben ist. Der fertige Embryo ist gerade gestreckt und ähnlich gebaut wie bei Carica; er besitzt eine lange Radicula und lamellige Kotyledonen. Die Antipoden sind schon zur Zeit der Befruchtung verschwunden, und auch die Synergiden haben keinen langen Bestand.

Die Veränderung der Integumente besteht hauptsächlich in Vergrößerung und Verdickung der Zellen. Vor allem strecken sich die Epidermiszellen bei vielen Gattungen stellenweise bedeutend nach innen

Fig. 39. Passiflora suberosa. Vorgeschritteneres Stadium nach der Befruchtung. *ar* Arillus; *a* äußeres, *i* inneres Integument; *n* Nucellus; *en* Endosperm am Embryo; *p* Pollenschlauch; *e* Epidermis; *h* hypodermale Schicht, in der oberen Partie (bei *a*) geteilt; *hs* Anlage der Hartschicht im inneren Integument; *f* Funiculus; *g* Gefäßbündel.

Fig. 40. Passiflora. Querschnitt durch die Samenschale. A P. foetida; B P. hirsuta; C P. cuprea. *a* äußeres, *i* inneres Integument; *e* Epidermis des äußeren Integuments; *h* hypodermale Schicht und zugleich innere Epidermis des äußeren Integuments; *hs* Hartschicht.

zu und erzeugen so auf dem ganzen Umfang des Samens grubige Vertiefungen (Fig. 39 und 40). Die langgestreckten Zellen können

Fig. 41. Adenia venenata. Samenschale im Querschnitt. Nach Engler, Passifloraceae africanae. *a* äusseres, *i* inneres Integument; *h* hypodermale Schicht; *hs* Hartschicht.

Fig. 42. Paropsia obscura. Querschnitt durch die reife Samenschale. Äußeres Integument *a* stellenweise nur aus der Epidermis bestehend, jedenfalls infolge Rückbildung der hypodermalen Schicht *h*; *t* Tüpfel.

ungeteilt bleiben oder sich ein bis mehrmals teilen (Adenia Fig. 41). In jedem Falle bilden sie mit der ungeteilten Epidermis eine Sarkotesta,

ähnlich jener der Caricaceen. Bei Adenia sollen die Zellen der grubigen Vertiefungen nach Engler-Prantl schon als Sarkotesta ausgebildet sein, was indes keineswegs auffallend ist, sondern ganz dem Verhalten der gleichen Zellage bei Carica entspricht, indem dieselbe an den Stellen, wo die Zellen langgestreckt und ungeteilt sind, den Charakter der Sarkotesta zeigt, und an jenen, wo durch Teilung mehrere Zellen entstanden sind, den der Sklerotesta.

Zu beachten ist noch, daß eigentliches inneres Gewebe und damit eine eigentliche hypodermale Schicht im äußeren Integument nur bei jenen Gattungen vorhanden ist, deren äußeres Integument mehr als zwei Zellagen umfaßt. Bei den übrigen hat die innere Epidermis die Aufgabe der hypodermalen Zellen übernommen (Fig. 42). Beide Schichten der Sarkotesta können fadenförmige oder auch starke Verdickungen in den Wänden aufweisen oder unverdickt sein (Fig. 40).

Das innere Integument bildet sich vor allem dadurch weiter, daß die äußere seiner drei Zellagen entsprechend den Buchten und Vorsprüngen sich bald mehr, bald weniger stark radial streckt und zur eigentlichen Hartschicht wird. Ihre Zellwände verdicken sich allmählich sehr bedeutend und stehen miteinander nur durch außerordentlich zahlreiche Tüpfel in Verbindung. Die Zellen der zweiten Lage bleiben klein, weisen dichten Inhalt auf und zeigen schwach verdickte Wände; jene der dritten Lage sind ebenfalls klein, verlieren aber ihren Inhalt und werden zusammengedrückt.

Der Nucellus wird, wie bereits erwähnt, durch das stark entwickelte Endosperm bis auf ein dünnes Häutchen aufgelöst. Der Arillus entwickelt sich gegen die Reife des Samens zu einer häutigen, mehrschichtigen Hülle, die den Samen von der Mikropyle an gegen die Chalaza hin mehr oder weniger weit umgibt.

D. Die Samenentwicklung der Aristolochiaceen.

1. Die Entwicklung vor der Befruchtung.

Die Samenanlagen der Aristolochiaceen entstehen an sechs parietalen Plazenten, die aus den Rändern ebenso vieler Fruchtblätter des unterständigen Fruchtknotens hervorgehen. Die Plazenten können entweder frei in der Höhlung des Fruchtknotens enden, so daß dieser einfächerig bleibt, oder in der Mitte verwachsen, wodurch fünf Fächer gebildet werden. Ersteres finden wir bei Aristolochia, clematitis und gigas letzteres bei Asarum sowie bei Aristolochia brasiliensis und fimbriata. Doch dringen auch bei Aristolochia clematitis und gigas die

Plazenten sehr häufig soweit ins Innere vor, daß sie sich berühren oder zum Teil sogar leicht verwachsen, so daß sich direkt der Übergang vom einfächerigen zum mehrfächerigen Fruchtknoten feststellen läßt.

Fig. 43. Aristolochia clematitis. Integumententwicklung. A Anlage des äußeren Integuments. B Beide Integumente angelegt, doch das innere auch noch zweilagig.

Die Samenanlagen werden in je einer Reihe an jedem der beiden Plazentenschenkel angelegt, doch wird bei Asarum nur an jedem Schenkel ein einziger Same ausgebildet, so daß jedes Fach zwei Samen enthält, ja häufig sind einzelne Schenkel auch ohne Samen. Bei Aristolochia wird in jedem Fach bzw. jeder Kammer (bei Nichtverwachsung) eine lange Reihe von Samen ausgebildet, die entweder von einem der beiden Schenkel entspringen oder von beiden abwechselnd, in welch letzterem Falle die eine Reihe zwei wegen Raummangels ineinander geschobenen Reihen entspricht.

Fig. 44. Aristolochia clematitis. A Längsschnitt durch die Schmalseite der Samenanlage mit Funiculus (*f*); B durch die Breitseite. *g* Gefäßbündelanlage; *sp* Sporenzellen.

Ihrem Aufbau nach sind die Samen anatrop, mit Rücksicht auf ihre Stellung im Fruchtknoten apotrop. Sie besitzen zwei Integumente und einen dicken Nucellus mit einer Kalotte über dem Embryosack. Von den beiden Integumenten tritt an der jungen Samenanlage zuerst das äußere auf, das aus zwei Zellen des Dermatogens hervorgeht und nur zwei Zellreihen umfaßt (Fig. 43). Nur an der Basis kann es durch

Spaltung einer der beiden Zellagen mehrschichtig sein. Nach kurzer Zeit legt sich in gleicher Weise das innere Integument an, das zunächst auch aus zwei Zellagen besteht, bald aber durch Längsteilung eine dritte erhält; die oberste Partie kann sogar mehr Teilungen erfahren.

Beide Integumente wachsen hierauf gleichmäßig mit dem Nucellus heran, dessen konischen Scheitel sie zuletzt überdecken, das innere ragt hierbei noch etwas über das äußere empor (Fig. 44). Etwa gleichzeitig mit den ersten Spuren eines Integumentes tritt im Nucellusscheitel das Archespor auf. Die daraus hervorgehende Sporenmutterzelle wird durch etwa 6—10 Schichtzellen in das Innere verlagert und bildet dort vier Tochterzellen (Fig. 44), von welchen die oberste wie die unterste zum Embryosack werden kann. Die Entwicklung des Embryosackes vollzieht sich in der gewöhnlichen Weise.

Der Nucellus entwickelt sich mit dem Funiculus vor allem in die Breite, weniger in die Tiefe, so daß die Samenanlage dorsiventral abgeplattet wird (Fig. 44 u. 47). Im Inneren des breiten Funiculus bildet sich in dieser Periode ein kräftiges Gefäßbündel aus, das bis zur Chalaza vordringt.

2. Die Entwicklung nach der Befruchtung.

Die Befruchtung selbst zeigt nichts Ungewöhnliches, sie wird durch einen verhältnismäßig schwachen Pollenschlauch bewirkt, der durch die Mikropyle eindringt. Die erste Veränderung nach der Be-

Fig. 45.

Fig. 46.

Fig. 45. Aristolochia clematitis. Drei Stadien der Endospermentwicklung. *e* Eizelle; *an* Antipoden; *en* Endospermzellen.

Fig. 46. Verschiedene Integumententwicklung der Aristolochiaceen nach der Befruchtung. A u. B Aristolochia fimbriata; C Aristolochia gigas; D Asarum europaeum. *e* Epidermis; *h* ursprüngliche hypodermale Schicht = innere Epidermis des äußeren Integuments (*a*); *e'* aus der Epidermis hervorgehende hypodermale Schicht; *i* inneres Integument; *n* Nucellusrest; *en* Endosperm; *t* Tüpfel.

fruchtung besteht in einer bedeutenden Vergrößerung des Nucellus und des Embryosackes. Im Inneren des letzteren bildet sich Endosperm, doch nicht durch freie Kernteilung, sondern in der Weise, daß auf jede Kernteilung sofort die Bildung einer Wand erfolgt (Fig. 45). Hierbei wird der Inhalt des Embryosackes zuerst durch eine Querwand in der Mitte in zwei Zellen geteilt, deren jede sich dann in gleicher Weise fortteilt, bis der ganze Embryosack von kleinzelligem Endosperm erfüllt ist. Durch dessen Weiterentwicklung wird das ganze Nucellusgewebe aufgezehrt bis auf geringe häutige Reste. Der Embryo wächst nur langsam und zehrt nur einen geringen Teil des Endosperms auf.

In der Weiterbildung der Integumente zeigen die einzelnen Gattungen und Arten eine kleine Verschiedenheit. Sie stimmen nur völlig überein hinsichtlich des inneren Integumentes, das bei der Dreizahl der Zellagen stehen bleibt oder sich in der mittleren Lage noch einmal teilt. Was die Form betrifft, so haben sich die Zellen der mittleren Schicht tangential gestreckt, die der inneren und äußeren in sagittaler Richtung. Sämtliche Zelllagen werden schließlich stärker verdickt und bilden zusammen die Hartschicht (Fig. 46).

Fig. 47. Aristolochia clematitis. Längsschnitt durch eine Samenanlage nach der Befruchtung. A Breitseite; B Schmalseite mit Funiculus. *a* äußeres Integument mit Epidermisteilungen; *i* inneres Integument; *n* Nucellus; *es* Embryosack mit Endosperm; *f* Funiculus; *g* Gefäßbündel.

Im äußeren Integument erzeugt die innere Zellreihe bei allen Gattungen und Arten in ihrem Inneren einen Kristallwürfel, die Epidermis aber wird verschieden ausgebildet (Fig. 46). Bei Asarum besteht sie aus tangential gestreckten Zellen, die sich nicht weiter teilen, bei Aristolochia dagegen ist sie durchweg radial gestreckt und wird durch Teilungen auf beiden Schmalseiten zu einer Schicht von 2—12 Lagen polygonaler Zellen, wodurch eine Art Saum gebildet wird (Fig. 47 A). Die Zahl dieser Zellen wechselt bei den verschiedenen Arten; so zeigt Aristolochia fimbriata zwei Lagen, Ar. gigas deren 8—12. Bei Ar. gigas greifen diese Teilungen auch anf die Breitseiten des Samens

über, treten also auf dem ganzen Umfang auf. In ihrer Weiterentwicklung werden sie stark verdickt und durch zahlreiche Tüpfel durchbrochen, teilweise auch als Ölzellen ausgebildet.

Fig. 48. Ölkörper. A u. B Asarum europaeum im Längs- bzw. Querschnitt; C Querschnitt von Aristolochia fimbriata; D von Aristolochia Sipho. *f* Funiculus; *el* Elaiosom; *öz* Ölzellen; *em* Embryo; *en* Peri- und Endosperm; *a* äußeres, *i* inneres Integument.

Noch weit zahlreicher treten solche Ölzellen im Funiculus auf, wie die Fig. 48 zeigt. Ob der Funiculus von Aristolochia wegen dieses Ölgehaltes dieselbe Rolle spielt wie das Elaiosom von Asarum ist nicht erforscht. Die Ausbildung des Ölkörpers ist in jedem Fall bei Asarum eine ganz andere, indem er uns hier als ganz eigenes Gebilde in Form eines Saumes aus 3—5 Reihen sehr großlumiger, ölreicher Zellen im Rücken des Funiculus entgegentritt. Daß dieses Elaiosom den Ameisen als beliebte Nahrung dient und so zur Verbreitung der Samen beiträgt, steht fest.

E. Die Samenentwicklung der Loasaceen.

I. Die Entwicklung der Loasaceensamen im allgemeinen.

1. Die Entwicklung vor der Befruchtung.

Meine Darlegung in diesem wie in den folgenden Abschnitten erstrecken sich auf Loasa vulcanica, L. hispida und L. tricolor, Cajophora latiricia, Blumenbachia Hieronymi, Mentzelia aurea, albescens und Gonsatti und Gronovia scandens. Wie bereits erwähnt habe ich dabei zum Teil die nicht veröffentlichten Untersuchungen und Zeichnungen von Ilse Floercke verwertet; das trifft vor allem für die Gattungen Mentzelia und Gronovia zu, die mir nicht zur Verfügung standen.

Die Samenanlagen der Loasaceen entstehen gewöhnlich sehr zahlreich und in zwei oder mehrere Reihen angeordnet an drei oder fünf parietalen Plazenten, die teilweise durch Spaltung am Ende ihre Bildung aus je zwei Fruchtblatträndern deutlich erkennen lassen. Nur die Gattung

Gronovia erzeugt nur eine einzige Placenta mit einer einzigen Samenanlage. Die Plazenten springen mehr oder weniger tief in die Fruchtknotenhöhle vor, verwachsen jedoch niemals in der Mitte, so daß der Fruchtknoten stets einfächerig bleibt. Durch ihre Spaltung und kräftige Entwicklung erinnern sie sehr an jene der Cucurbitaceen.

Die Samen sind ihrem Aufbau nach anatrop, in bezug auf ihre Stellung im Fruchtknoten apotrop. Nach der Zahl der Integumente und der Beschaffenheit des Nucellus gehören sie zu Warming's monochlamydem leptosporangiaten Typus, d. h. sie besitzen einen dünnen Nucellus und nur ein Integument, das jedoch kräftig entwickelt ist. Der Nucellus besteht gewöhnlich nur aus einer zentralen Zellreihe und einer ein- bis zweilagigen Hülle, nur die basale Partie zeigt in der Regel mehrere langgestreckte, schmale Zellreihen, die als Leitungsgewebe fungieren. Diese Schichten werden von Anfang an angelegt und erfahren keine Vermehrung im Laufe der Entwicklung.

Fig. 49. Loasa vulcanica. A Samenanlage zur Zeit der Integumentanlage; B zur Zeit der Tetradenbildung. *as* Archespor; *i* Integument; *ep* Epithel; *n* Nucellus; *f* Funiculus.

Das Integument entsteht an der jungen Samenanlage als ein Ringwulst von zwei Zellagen (Fig. 49 A). Noch ehe es in die Höhe zu wachsen beginnt, wird es durch Längsteilung der Epidermis dreireihig, und in dieser Stärke wächst es über den Nucellusscheitel empor, den es zur Zeit der Tetradenbildung erreicht (Fig. 49 B). Damit ist jedoch das Wachstum des Integumentes keineswegs abgeschlossen; es wächst vielmehr noch bedeutend in die Länge, so daß es zuletzt den ausgewachsenen Nucellus noch um die Hälfte der ganzen Länge überragt. Dadurch wird ein außerordentlich langer Mikropylkanal erzeugt, der allerdings in seinem unteren Teil alsbald durch den herauswachsenden Embryosack ausgefüllt wird (Fig. 50). In seiner oberen Partie wird er etwas nach auswärts gekrümmt, oder sogar stumpf- bis spitzwinklig aufgebogen (Fig. 52).

Auch in die Dicke wächst das Integument durch Teilungen der Epidermis wie des Innengewebes, so daß es schließlich 10—17 Zellagen aufweist. Von diesen Zellen beginnen jene der innersten Schicht sich bald zu differenzieren. Sie füllen sich dicht mit körnigem Inhalt, strecken sich stark in radialer Richtung und zeigen sehr vergrößerte Kerne, sie

bilden sich zu einem Epithel um (Fig. 50 *ep*). Diese Umbildung erstreckt sich schließlich von der Basis aus allmählich bis zum Scheitel des Nucellus, während die Mirkopylepidermis diesen Epithelcharakter nicht annimmt. Worin die Bedeutung dieses bei den Sympetalen fast allgemein vorhandenen Epithels liegt, darüber sind die Meinungen geteilt. Indes wird uns ein späteres Entwicklungsstadium hierüber ein besseres Urteil ermöglichen.

Mit dem Integument verdickt sich auch der Funiculus. Ein Gefäßbündel wird nicht ausgebildet; der Nährstrom wird durch die Zellen des Funiculus in den Samen eingeleitet und vorübergehend in Nährgeweben gespeichert, die sich in den inneren Partien des Integumentes bilden.

Fig. 50. Loasa vulcanica. Samenanlage zur Zeit der Tetradenbildung. *mi* Mikropylkanal; *ep* Epithel; *n* Nucellusrest.

Fig. 51. Cajophora latiricia. *mih* in die Mikropyle eingedrungene Embryosackpartie (Anlage des Mikropylhaustoriums); *chah* in die Chalaza eingedrungene Embryosackpartie (Anlage des Chalazahaustoriums); *mi* Rest des Mikropylkanals.

Etwa gleichzeitig mit dem Integument tritt im Nucellus das Achespor auf. Es geht aus der hypodermalen Zelle, der obersten Zelle des zentralen Stranges, hervor und wandelt sich, ohne Schichtzellen zu bilden, direkt in die Sporenmutterzelle um (Fig. 49). Diese erzeugt nach entsprechendem Wachstum gewöhnlich vier Tochterzellen (Fig. 50), deren oberste zum Embryosack wird. Nicht selten können auch zwei Archespor- oder Sporenmutterzellen nebeneinander beobachtet werden, die Tetraden erzeugen, doch entwickelt sich in diesem Falle auch nur ein normaler Embryosack.

Der junge Embryosack verdrängt rasch seine Schwesterzellen, streckt durch sein Wachstum auch die Epidermis des Nucellus, die sich nicht mehr teilt, in tangentialer Richtung und zehrt sie schließlich auf, so daß er bald direkt von dem erwähnten, aus dem Integument hervorgegangenen Epithel umschlossen wird (Fig. 51). Die Bildung des Eiapparates und der Antipoden geht in normaler Weise vor sich. Nachher zeigen sich aber auffallende Erscheinungen. Beim Weiterwachsen

bohrt sich der Embryosack in den Mikropylkanal ein, den er durch Auflösen der anliegenden Zellen mehr oder weniger stark erweitert (Fig. 52). Da hierbei oft eine kurze Anfangsstrecke durch kutinisierte Wände der Auflösung widersteht, so entsteht in diesen Fällen eine Art schmaler Verbindungsbrücke zwischen dem ursprünglichen Embryosack und der folgenden, als Mikropylhaustorium zu bezeichnenden, bauchigen Ausstülpung (Fig. 53 A und B). In ähnlicher Weise dringt der Embryosack in das Nährgewebe der Chalaza ein, um besonders nach der Befruchtung als Haustorium zu wirken. In beschränktem Maße scheint er diese Tätigkeit auch vor der Befruchtung auszuüben. Darauf deutet die Auflösung des Nährgewebes an der Chalaza hin im Zusammenhalt mit den stark vergrößerten Antipoden bei Mentzelia Gonsatti. Daß es sich bei diesen haustorialen Kernen wirklich um die Antipoden handelt, ist durch das betreffende Entwicklungsstadium, das eine Befruchtung ausschließt, zweifelsfrei nachgewiesen.

Die haustorialen Ausstülpungen des Embryosackes können einheitlich bleiben oder sich auch in mehrere Arme teilen. So weist Cajophora keine Verzweigung der Haustorien auf, Blumenbachia zeigt solche an der Chalaza, Gronovia und Loasa tricolor an der Chalaza und Mikropyle bis gegen den Funiculus. Mir scheint dieses verschiedene Verhalten mit dem kräftigen Wachstum des Embryos einerseits und dem verschieden starken Widerstand des umgebenden Gewebes andererseits zusammenzuhängen, wie ich das auch für das analoge Verhalten des Pollenschlauches bei den Cucurbitaceen angenommen habe. Durch das

Fig. 52. Samenanlage zur Zeit der Haustorienbildung. A Loasa tricolor (Anfangsstadium); B Mentzelia aurea; C Loasa hispida; D Blumenbachia Hieronymi (weiter fortgeschritten). *mih* Mikropylhaustorium; *chah* Chalazahaustorium; *i* Integument.

Auswachsen des Embryosackes in die Mikropyle wird auch die Lage des Eiapparates beeinflußt. Er wandert bei Loasa, Cajophora, Blumenbachia und Mentzelia Gonsatti in den Auswuchs, bei Gronovia, Mentzelia aurea und albescens soll er nach Floercke im ursprünglichen Embryosack bleiben. Da mir diese Arten nicht zur Verfügung standen, kann ich nicht entscheiden, ob es sich hierbei um eine feststehende Eigentümlichkeit der Art oder nur um individuelle Abweichungen handelt.

Fig. 53. Haustorienentwicklung. A Loasa tricolor, befruchtungsreifer Embryosack; B Loasa tricolor nach der Befruchtung, Chalazahaustorium, Haustorialkerne *k* frei; C Mentzelia Gonsatti, Chalazahaustorium, Haustorialkerne teilweise mit Wänden umgeben; D Loasa vulcanica, Mikropylhaustorium, freie Haustorialkerne, doch beginnende Wandbildung. *mih* Mikropylhaustorium; *chah* Chalazahaustorium; *ep* Epithel; *e* Eiapparat; *ap* Antipoden; *ez* befruchtete Eizelle in Ruhe; *eh* haustoriale Endospermzellen.

2. Die Entwicklung nach der Befruchtung.

Die Befruchtung wird in normaler Weise durch einen ziemlich kräftigen Pollenschlauch bewirkt, doch hat Floercke einmal auch an unaufgeblütem Material von Gronovia scandens Endospermbildung beobachtet, was auf Kleistogamie oder Apogamie hinweisen würde; zur sicheren Feststellung der Verhältnisse wären noch weitere Untersuchungen notwendig. Die erste Folge der Befruchtung ist die Weiterentwicklung der Haustorienanlagen und die Bildung von Endosperm. Es teilt sich zunächst der befruchtete sekundäre Embryosackkern, der aus der Verschmelzung der beiden Polkerne hervorgegangen ist. Seine Abkömmlinge verteilen sich sogleich auf die einzelnen Partien des Embryosackes, den primären Embryosack und die haustorialen Ausstülpungen. Diese Ausstülpungen nehmen jetzt bedeutend an Größe zu und können besonders an der Mikropyle und Chalaza geradezu riesige Dimensionen annehmen.

Ihr Inneres ist reichlich mit Zellsaft erfüllt und von kräftigen Plasmasträngen durchzogen. Gleichzeitig werden durch wiederholte Teilung des einen Kernes mehrere Endospermkerne erzeugt, die eine auffallende Größe annehmen, doch größtenteils frei im Plasma eingebettet bleiben, ohne sich mit einer Membran zu umgeben. Allerdings werden die großen Aussackungen auch vielfach durch unregelmäßige Wände in mehrere Räume abgeteilt, doch entstehen dadurch selten einkernige Zellen, vielmehr finden sich in jeder dieser Partien in der Regel mehrere freie Kerne. Es wird in diesen Haustorien auch nicht eigentliches Endosperm gebildet, ihre Aufgabe ist vielmehr, den benachbarten Nährgeweben des Integumentes das Nährmaterial zu entziehen und es vorübergehend für die kommende Embryoentwicklung zu speichern.

Fig. 54. Fig. 55. Fig. 56.

Fig. 54. Cajophora latiricia. Endospermbildung. *m* mittlere Endospermzelle, die das eigentliche Sameneiweiß liefert; *eh* die seitlichen Partien, aus denen die haustorialen Endospermzellen hervorgehen; *mih* Mikropylhaustorium; *chah* Chalazahaustorium.

Fig. 55. Loasa vulcanica. *eh* haustoriale Endospermzelle; *m* mittleres Endosperm; *chah* im Chalazahaustorium angehäuftes Nährmaterial.

Fig. 56. Loasa hispida. *cph* Epithelzellen mit haustorialem Charakter; *ep* Epithel; *eh* haustoriale Endospermzellen; *chah* im Chalazahaustorium gespeichertes Nährmaterial.

Anders verhalten sich die Endospermkerne in dem vom Epithel umgebenen Teil des Embryosackes (Fig. 54). Hier werden sie sogleich durch Querwände voneinander getrennt, wodurch ein einreihiges Endosperm entsteht; erst später werden die Zellen durch Wände in zwei aufeinander senkrecht stehenden Längsebenen geviertelt. Indes trägt auch dieses Endosperm nicht einheitlichen Charakter. Eigentliches Sameneiweiß geht nur aus der mittleren Partie hervor, die sich aus 1—2 Zellen in der Mitte bildet; die oberste und unterste Zelle erzeugen

je eine bis mehrere Lagen von Endospermzellen mit ebenfalls haustorialem Charakter, der besonders an ihren Endzellen hervortritt, die sich sehr stark strecken und in den Mikropyl- bzw. Chalazakanal hineinsenken (Fig. 55, 56 und 53C und D). Ihre Aufgabe ist es, die Baumaterialien des Mikropyl- und Chalazahaustoriums abzubauen und in sich aufzunehmen, bis sie vom eigentlichen, mittleren Endosperm aufgelöst und gleich den beiden Erstgenannten zusammengedrückt werden (Fig. 57—59).

Wir sehen also bei den Loasaceen drei Formen von Endosperm auftreten, jenes in den haustorialen Aussackungen, das an den Übergangsstellen befindliche mit haustorialem Charakter und jenes im primären Embryosack von gewöhnlichem Charakter.

Fig. 57. Fig. 58. Fig. 59.

Fig. 57. Loasa hispida. *mih* Mikropylhaustorium mit gespeichertem Nährmaterial; *m* mittleres Endosperm, das die haustorialen Endospermzellen bereits verdrängt hat.

Fig. 58. Mentzelia Gonsatti. Embryoentwicklung. *es* Embryonalschlauch; *em* Embryo; *mih* Mikropylhaustorium; *m* mittleres Endosperm; *ep* Epithel, in Auflösung begriffen; *s* Suspensor.

Fig. 59. Cajophora latiricia. Vorgeschritteneres Entwicklungsstadium. *mih* Nährmaterialrest im Mikropylhaustorium; *chah* Rest des Chalazahaustoriums; *m* Endosperm; *em* Embryo; *e* Epidermis; *h* hypodermale Schicht, teilweise bereits aufgelöst.

Mit dem Wachstum des Endosperms ist natürlich auch eine Ausdehnung des Embryosackes verbunden. Das angrenzende Epithel folgt dieser Ausdehnung nicht mehr durch Vermehrung, sondern nur durch Vergrößerung seiner Zellen, wobei sich auch deren Kerne noch weiter vergrößern und inhaltsreicher werden. Hand in Hand damit geht die Auflösung der angrenzenden Integumentzellen. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß dieselben durch Enzyme des Epithels aufgelöst werden und ihren Inhalt an die Epithelzellen abgeben. Bald nachher aber

verlieren auch diese ihren Inhalt wieder, sie erscheinen zunächst stark aufgetrieben, ihre Membranen verquellen und werden allmählich aufgelöst, ihr Verband wird gelockert und hört bald ganz auf, das Plasma vermindert sich immer mehr, bis zuletzt auch die Kerne und die letzten Membranreste verschwinden (Fig. 58 und 59). Sie werden durch die Hauptpartie des Embryosackes und teilweise auch durch kleinere Haustorien desselben aufgezehrt. Die Gesamtheit dieser Erscheinungen dürfte ein deutlicher Beweis sein, daß dem Epithel für die mittlere Partie der Samenanlage im wesentlichen die gleiche Funktion zukommt, wie dem Mikropyl- und Chalazahaustorium für die obere und untere Partie. Dieser Beweis wird noch verstärkt durch die Tatsache, daß bei Loasa hispida, bei der das Chalazahaustorium nur schwach entwickelt ist, die untersten Zellen — etwa drei Lagen übereinander — direkt wie die Endospermhaustorienzellen ausgebildet werden.

Die Eizelle verharrt nach der Befruchtung längere Zeit in Ruhe. Nachdem die Endospermentwicklung ziemlich weit vorgeschritten ist, wächst sie zunächst zu einem langen Embryonalschlauch aus, der in den Fällen, wo der Eiapparat in die Mikropyle eingewandert ist, durch das Mikropylhaustorium und das vorgelagerte Endosperm hindurchwächst und dann erst zu Teilungen schreitet, durch die ein Suspensor und der Embryo erzeugt werden. Der Embryo wächst heran durch Auflösung des umgebenden Endosperms, das mittlerweile durch zahlreiche Teilungen ein großer, kleinzelliger Körper geworden ist. Indes wird das Endosperm nur zu einem Teile aufgezehrt, so daß auch im reifen Samen noch mehrere Lagen davon vorhanden sind und zugleich eine Schutzschicht um den Embryo darstellen. Insbesondere wird die äußerste Endospermlage direkt als Schutzschicht ausgebildet, indem ihre Zellen dichteren Inhalt aufweisen und eine verdickte Außenmembran. Der reife Embryo zeigt eine gerade Radicula und zwei lamellige Kotyledonen. Der Suspensor und die Haustorien sind im Reifungsprozeß durch das Sameneiweiß zusammengedrückt worden, wodurch auch der Mikropylkanal verschlossen wurde.

Im Integument beschränken sich die Vorgänge nach der Befruchtung hauptsächlich auf die Veränderung und Ausgestaltung der Zellen. Zellvermehrung findet im Querdurchmesser überhaupt nicht mehr statt, nach der Längsrichtung nur interkalar in einer kleinen Zone um die obere Partie des Epithels herum. Das Schicksal des Epithels wurde bereits erwähnt, es wird im Laufe der Endospermentwicklung aufgezehrt. Auch der größte Teil der folgenden inneren Zellagen wird allmählich seines Inhaltes beraubt und aufgezehrt durch das Epithel, die Hau-

storien und den Embryosack selbst. Die äußersten 2—4 Lagen strecken sich mit der Epidermis zunächst bedeutend in die Länge, bis auch sie zuletzt ihres Inhaltes beraubt und zusammengedrückt werden. Nur die Epidermis erfährt eine kräftige Entwicklung, sie verkorkt ihre mit gehöften Tüpfeln ausgestatteten Zellwände und versieht sie mit kräftigen Verdickungsleisten, die gegen die Basis zu verzweigt sein können. Das Lumen der Zellen ist sehr groß, ihr Inhalt wird zur Verdickung im Reifungsprozeß gänzlich aufgebraucht, was sie sehr geeignet macht zur Wasserspeicherung für den Zweck der Keimung (Fig. 60).

Fig. 60. Loasa vulcanica. Querschnitt durch die reife Samenschale. *e* Epidermis; *ig* Innengewebe; *en* Endosperm; *w* Zellwand; *l* Lumen; *v* Verdickungsleisten. Die Samenschale der übrigen Gattungen zeigt wesentlich dasselbe Bild.

Im reifen Zustand setzt sich demnach die Samenschale zusammen aus der großzelligen stark verdickten Epidermis und ein paar Reihen zusammengedrückter hypodermaler Zellen. In physiologischer Beziehung müssen wir dazu noch einige Lagen Endospermzellen rechnen, von denen die äußerste verdickte Wandungen aufweist, besonders auf der Außenseite, die an das Integument grenzt. Da der Embryo mit dem Endosperm im reifen Zustand den Raum der verdickten Zellen nicht ganz auszufüllen vermag, so sitzt der äußere, aus dem Integument hervorgegangene Teil der Samenschale, dem Samen gewöhnlich nur ganz lose auf, so daß er leicht verschoben oder der Embryo mit dem Endosperm herausgedrückt werden kann.

II. Besonderheiten in der Samenentwicklung der einzelnen Gattungen und Arten.

1. Loasa.

Bei L. stehen die Samenanlagen an drei kräftig entwickelten Plazenten und zwar gewöhnlich in drei Reihen an jeder Plazentenhälfte. Anatomisch zeigen die Samenanlagen bei allen Arten von Loasa ein mächtiges Mikropyl- und Chalazahaustorium (Fig. 52 und 53) mit vielen freien Kernen und einzelnen Zellen. Von beiden können hyphenartige Fortsätze ausgehen, besonders nach der Befruchtung, die in die benachbarten Nährgewebe eindringen oder fast das ganze Integument durchwuchern. Sehr kräftig entwickelt finden sich diese bei Loasa hispida und L. tricolor und zwar schon vor der Befruchtung. Doch handelt es sich hierbei nicht um Artcharaktere, sondern um individuelle Verschiedenheiten, da andere Individuen im gleichen Entwicklungsstadium

diese starke Haustorienbildung wieder nicht zeigen. Das gleiche dürfte für die Umbildung der unteren Epithelzellen zu Haustorien gelten, die bei L. hispida und vulcanica beobachtet wurden. Bei L. hispida zeigen auch die Epithelzellen stellenweise direkt das Aussehen von Haustorialzellen (Fig. 56). Der Eiapparat tritt bei allen Arten nach der Ausstülpung des Embryosackes in das Mikropylhaustorium ein. Der aus der Eizelle hervorgehende Suspensor besitzt nur einen einzigen Kern. Das Integument zählt zur Zeit der Befruchtungsreife etwa 15 Zellagen.

2. Cajophora.

C. latericia erzeugt die Samenanlagen ebenfalls an drei kräftig entwickelten Plazenten, die aber im Gegensatz zu Loasa am Ende in zwei Schenkel gespalten sind, von denen jeder 5—6 Reihen Samen trägt. Aus der Samenentwicklung selbst ist hervorzuheben, daß die Haustorienbildung nicht so ausgedehnt ist wie bei Loasa. Im zentralen Teil des Embryosackes wurden Haustorien überhaupt nicht beobachtet, das Chalazahaustorium ist schmal, wurmförmig, jenes in der Mikropyle ist ähnlich, wenn auch bedeutend weiter und länger (Fig. 51). Es hat die Mikropylzellen gleichmäßig zurückgedrängt und sich wie ein Schlauch in den Raum hineingeschoben, während es sich bei Loasa nach anfänglicher Einschnürung durch widerstandsfähige Mikropylzellen plötzlich stark ballonartig erweitert. Hyphenartige Fortsätze der großen Haustorien wurden nicht beobachtet. Im Inneren aber treten auch viele Kerne und 1—2 Zellwände auf. Der Eiapparat wandert ebenfalls in den Mikropylteil des Embryosackes. Die Antipoden sind sehr klein und verschwinden schon kurze Zeit nach der Befruchtung. Der aus der Eizelle hervorgehende Suspensor teilt sich nur einmal und zwar nach seinem Eintritt in den zentralen Embryosackteil. Von den beiden Teilungsprodukten wird das obere zur Stielzelle, aus dem unteren geht der Embryo hervor.

3. Blumenbachia.

Die Samenanlagen von Bl. Hieronymi entstehen an fünf Plazenten, und zwar auf beiden Seiten in je einer Reihe. Die beiden Ränder, aus denen die Plazenten hervorgehen, sind, wie bei Loasa, innig verwachsen, besitzen jedoch auch noch getrennte Gcfäßbündel. Das Mikropylhaustorium hat die Gestalt eines gekrümmten, am Anfang und Ende verjüngten Schlauches, der fast den äußeren Eingang des außerordentlich langen Mikropylkanales erreicht. Das Chalazahaustorium dagegen ist nach der Einschnürung am Beginne nach allen Richtungen sackartig erweitert und sendet zahlreiche hyphenartige Fortsätze aus,

die das ganze Chalazagewebe durchdringen und sich häufig auch noch verzweigen (Fig. 52D). Der Eiapparat wandert in das Mikropylhaustorium, der aus der befruchteten Eizelle hervorwachsende Embryonalschlauch zeigt in seinem Inneren 1—2 Kernteilungen, erzeugt jedoch keine Membranen, ein Verhalten, wie es Traub schon bei Goodiera discolor gefunden hat. Das Integument zählt zur Zeit der Befruchtung etwa 10—12 Zellagen.

4. Mentzelia.

An den Samenanlagen von M. aurea wurde die interessante Beobachtung gemacht, daß oft zwei Archesporzellen nebeneinander auftreten. Freilich erfährt gewöhnlich nur eine davon eine Weiterbildung; nur zweimal wurde bei der großen Zahl untersuchter Samenanlagen ein zweiter Embryosack gefunden, der indes auch nicht normal entwickelt war. Das Mikropylhaustorium ist bei M. aurea und albescens schlauchförmig und mehr oder weniger ausgebaucht und enthält fast durchweg nackte Kerne, bei M. Gonsatti ist es größer und stark ausgebaucht, und im Inneren findet sich neben einigen nackten Zellen auch ein Zellkörper, dessen Zellen unregelmäßig in der Form sind und oft mehrere Kerne umschließen. Das Chalazahaustorium stellt bei M. aurea und albescens eine beutelförmige Aussackung des Embryosackes dar mit freien Kernen, bei M. Gonsatti ist es viel stärker entwickelt und ballonartig, und die Kerne umgeben sich später mit Membranen, wobei allerdings auch wieder die einzelnen Zellen oft mehrere Kerne enthalten (Fig. 53C). Anfänglich sind bei allen Arten im Chalazahaustorium die Antipoden, erst später nach der Befruchtung werden sie durch Endospermkerne ersetzt. Bei M. aurea konnte auch haustoriale Funktion der Antipoden nachgewiesen werden. Bei M. Gonsatti haben sich auch die gegen die Mikropyle zu gelegenen, stets als Haustorium wirkenden Endospermzellen der zentralen Embryosackpartie stark ausgebreitet. Andere Haustorien des zentralen Teiles wurden nicht beobachtet.

Der Eiapparat soll nach Floercke bei M. aurea und albescens im zentralen Teil des Embryosackes bleiben, bei M. Gonsatti aber in das Mikropylhaustorium wandern. Die Synergiden desorganisieren sich nach der Befruchtung. Die Eizelle wächst bei M. aurea und albescens nur zu einem kurzen Schlauch aus und schreitet dann sogleich zur Embryobildung, bei M. Gonsatti erzeugt das untere Ende des Embryonalschlauches durch achtfache Teilung einen langen Suspensor, und dessen unterste Zelle erst entwickelt sich zum Embryo (Fig. 58). Das Integument umfaßt 11—12 Lagen von Zellen.

5. Gronovia.

G., die als G. scandens untersucht wurde, erzeugt nur eine einzige Samenanlage an einer schwach entwickelten Plazenta am Scheitel der Fruchtknotenwand. Die vom Embryosack gebildeten Haustorien an Mikropyle und Chalaza werden stark sackartig erweitert und senden hyphenartige Fortsätze gegen den Funiculus und gegen die Chalaza, schon vor der Befruchtung. Wie sie sich weiter entwickeln, konnte wegen Mangels an befruchtetem Material nicht festgestellt werden. Der Mikropylkanal erhält durch starkes einseitiges Integumentwachstum eine rechtwinklige Knickung.

II. Die Beziehungen der untersuchten Familien auf Grund ihrer Samenentwicklung.

Für die systematische Verwertung der Samenentwicklung hat die Forschung im Laufe der Zeit verschiedene Prinzipien aufgestellt. Sie fordert vor allem für verwandte Gruppen Übereinstimmung in der Beschaffenheit des Nucellus, in der Integumentzahl, der Stellung des Nucellus zum Funiculus, nach der anatrope, kampylotrope und orthotrope Samenanlagen unterschieden werden, und in der Stellung des Samens im Fruchtknoten, die nach Agardh apo-, epi- und heterotrop sein kann, ferner die Übereinstimmung im Besitze oder Mangel von Schichtzellen über Embryosack, von Haustorien, einem Epithel, einem Gefäßbündel, sowie von Endosperm- und Nucellusresten im reifen Samen. Endlich hat man geachtet auf das Auftreten von Aporogamie, das Vorkommen mehrerer sporogener Zellen und das Auftreten eines Gefäßbündels im Integumente.

Indes der Wert dieser Merkmale ist ein sehr verschiedener und steht noch nicht genügend fest, es bedarf noch vieler Einzeluntersuchungen an sicher natürlichen Gruppen, um die Bedeutung all dieser Merkmale richtig zu umgrenzen und sichere Prinzipien zu gewinnen. Wertvolle Beiträge hierzu haben u. a. besonders Van Tieghem, Warming und Goebel's Schüler Balicka Iwanowska, Fred. H. Billings, Lang, Merz, Schweiger, Modilewski und Merl geliefert. Darum möchte ich die aufgestellten Prinzipien, ehe ich sie auf die von mir untersuchten Familien anwende, auf Grund solcher Einzeluntersuchungen und meiner eigenen Beobachtungen zuerst einer kurzen Würdigung unterziehen.

Die größte Bedeutung von allen scheint der Beschaffenheit des Nucellus zuzukommen. Er ist nicht bloß innerhalb der Familie, sondern darüber hinaus in entfernter verwandten Gruppen konstant, entweder

vielschichtig oder dünn, wonach Warming einen eusporangiaten und einen leptosporangiaten Typus der Samenanlagen unterscheidet. Es ist bis jetzt kein Fall bekannt, daß sicher natürliche Gruppen in diesem Punkte abweichen würden, wenn man auch Grund zu der Annahme hat, daß der dünne Nucellus durch Reduktion aus dem vielschichtigen entstanden sei. Eine Stütze für diese Annahme dürfte nach meiner Ansicht in der Tatsache liegen, daß innerhalb des leptosporangiaten Typus neben einem Nucellus, der nur aus einer zentralen Zellreihe ohne Epidermis besteht, auch ein solcher auftritt, der neben der zentralen Reihe noch 1—2 periphere Lagen aufweist, wie ich z. B. bei den Loasaceen gefunden habe.

Eine große Bedeutung kommt auch der Integumentzahl zu. Sie erscheint ebenfalls sehr konstant innerhalb der Familie und bei verwandten Gruppen. Doch konnten hier auch Ausnahmen festgestellt werden. So zeigen bei den Ranunculaceen die einen Gattungen, so z. B. Aquilegia, zwei Integumente, die anderen, so z. B. Ranunculus, nur eines. Ja selbst innerhalb der Gattung und sogar bei ein und derselben Art kann die Integumentzahl wechseln. So weisen Delphinium Ajacis und D. consolida zwei Integumente auf, D. tricorne und chilense dagegen nach Schleiden nur eines, während D. elatum bald mit einem, bald mit zwei Integumenten auftritt. Auch bei Thalictrum finden wir zwei Integumente und eines. Trotz dieser Mannigfaltigkeit und scheinbaren Regellosigkeit können wir aber bei dieser Familie nicht einmal von eigentlichen Ausnahmen reden; denn es treten auch noch Übergänge auf, welche deutlich erweisen, daß das eine Integument nur durch Verschmelzung aus zweien hervorgegangen ist, indem diese Vertreter zwei zum Teil verwachsene Integumente zeigen und sich dabei zudem als jüngere Formen zu erkennen geben. Solche Formen wurden gefunden bei Eranthis hiemalis, Helleborus foetidus und auch wieder bei Delphinium elatum, das also allein alle Formen aufweist, zwei Integumente, ein Integument und zwei teilweise verwachsene. Dieselben Verhältnisse obwalten bei den Rosaceen.

In anderen Fällen läßt sich die Verschiedenheit der Integumentzahl innerhalb einer verwandten Gruppe durch Abortus erklären. Einen solchen nimmt man beispielsweise an bei den Piperaceen, da der zweifellos ältere Typus von Piper zwei Integumente besitzt, während Peperomia nur eines hat, sowie bei den Salicaceen, von welchen Populus zwei Integumente aufweist und Salix nur eines. Nach dieser Annahme ist in der ersten Familie das äußere, in der zweiten das innere Integument durch Rückbildung verschwunden. Einen Anhalts-

punkt für eine solche Rückbildung bieten die Rafflesiaceen, bei welchen nach A. Ernst und E. Schmid das äußere Integument mehr oder weniger verschwindet. Nach meinen Untersuchungen dürften auch die Cucurbitaceen, besonders die Gattung Sicyos, dafür sprechen, daß eine verschiedene Integumentzahl bei verwandten Gattungen oder Familien auch durch Reduktion eines Integumentes entstanden sein kann, wie sich auch die völlige Integumentlosigkeit der Santalaceen nach Warming sowie Goebel durch Rückbildung erklärt, was durch noch vorhandene Integumentspuren erwiesen wird.

Diese Verhältnisse lehren uns einerseits, daß die Verschiedenheit in der Integumentzahl eine Verwandtschaft nicht ausschließt, so daß auch der Ableitung sympetaler Familien mit einem Integument von dialypetalen mit zwei Integumenten hieraus kein absolutes Hindernis erwächst, wenn andere Gründe dafür sprechen; andererseits lassen sie aber auch erkennen, daß die Konstanz in der Integumentzahl bei verwandten Gruppen doch sehr groß ist, da auch bei den abweichenden Formen gewöhnlich noch Spuren früherer Übereinstimmung nachweisbar sind. Darum ist die Integumentzahl von großer systematischer Bedeutung.

Dasselbe gilt vom Aufbau der Samenanlage oder der Stellung des Nucellus zum Funiculus, wonach atrope, anatrope und kampylotrope Samenanlagen unterschieden werden. Es kommen hier wohl auch Ausnahmen vor, selbst innerhalb der Familie, indem z. B. bei den Urticaceen nach Modilewski abweichend vom gewöhnlichen anatropen Charakter der Familie Pilea grandis und nummulariaefolia, sowie Fleurya aestuans atrope und Dorstenia drakeana kampylotrope Samenanlagen aufweisen. Doch diese Ausnahmen sind selten.

Dagegen dürfte der Stellung der Samenanlagen im Fruchtknoten, die nach der Terminologie von Agardh entweder apo-, epi-, oder heterotrop ist, nicht die große Bedeutung zukommen, die ihr von manchen Forschern beigelegt wird. Es gibt, wie Warming sagt, ja tatsächlich große, zweifellos natürliche Familien, bei denen die Lage der Samenanlage konstant ist, allein andererseits auch solche, deren Gattungen hierin eine Verschiedenheit zeigen, so z. B. die Rosaceen, Ranunculaceen, Rutaceen, Sapindaceen und Staphyleaceen, ja selbst solche, bei denen apo- und epitrope sich in einem Fruchtknoten finden, wofür ebenfalls die Rutaceen und Sapindaceen angeführt werden können. Bei den Familien mit heterotropen Samenanlngen ist die Unbeständigkeit der Stellung übrigens schon durch den Namen zum Ausdruck gebracht.

Wichtig scheint dagegen wieder die Ausbildung von Schichtzellen über dem Embryosack. Sie ist konstant innerhalb der Familien. Da

sie bei Sympetalen nur äußerst selten vorkommt, scheint sie ein primitiveres Merkmal zu sein. Umgekehrt deutet die Anwesenheit eines Haustoriums und eines Epithels auf eine weiter fortgeschrittene Entwicklung, da dieses Merkmal nach Goebel's Untersuchungen hauptsächlich den Sympetalen zukommt. Sie ist ebenfalls sehr konstant, doch finden sich auch hier Ausnahmen innerhalb der Familie, so bei den Primulaceen, die in manchen Gattungen ein Epithel zeigen, in anderen keines. Allerdings betrachtet Warming gerade diese Familie als ein Bindeglied zwischen Choripetalen und Sympetalen, also als eine Übergangsform.

Im Besitz oder Mangel eines Gefäßbündels in der Samenanlage herrscht weitgehende Übereinstimmung; doch gibt es auch hierin Ausnahmen. Nach Bertrand haben unter den Taxineen Torreya und Cephalotaxus ein Gefäßbündel, Taxus und Phyllocladus dagegen keines. Möglicherweise hat dieser Mangel in der Kleinheit der Samen seinen Grund. Ob das Auftreten eines Gefäßbündels im Integument, wie es die Cucurbitaceen aufweisen, als ein primitives Merkmal zu erachten sei, ist sehr fraglich. Denn die Tatsache, daß diese Erscheinung sich besonders bei der früheren Gruppe der Apetalen zeigt und auch bei Gymnospermen auftritt, ist kein Beweis hierfür, da einerseits nicht feststeht, daß die Apetalen primitive Formen sind, und andererseits die meisten Gymnospermen überhaupt kein Gefäßbündel haben. Dasselbe gilt vom Auftreten mehrerer sporogener Zellen, das zudem außer bei den Apetalen bei den Asclepiadaceen, Compositen, Rubiaceen und, wie wir gesehen, auch bei den Loasaceen zu beobachten ist.

Von großer systematischer Bedeutung scheint die Endospermbildung zu sein, die in zwei Formen auftritt. Sie erweist sich als sehr konstant, wenn auch bei den Loasaceen Übergänge gegeben sind, indem im gleichen Embryosack beide Formen zugleich auftreten. Auch das Fehlen oder Vorhandensein von Endosperm- und Nucellusresten im reifen Embryosack ist von Bedeutung, es pflegen darin alle Gattungen übereinzustimmen.

Systematisch kaum verwertbar ist die Aporogamie. Sie tritt nur bei einzelnen Gattungen ganz verschiedener Familien auf und scheinbar auch hier sehr unregelmäßig. Ich selbst habe bei Cucurbita und Bryonia, denen sie zugeschrieben wird, immer nur normale Befruchtung beobachtet.

Damit schließe ich die Würdigung der von der Forschung für die systematische Verwertung der Samenentwicklung aufgestellten Prinzipien auf Grund neuerer Einzeluntersuchungen und meiner eigenen

Beobachtungen. Das Gesamturteil läßt sich dahin zusammenfassen, daß die aufgestellten Merkmale fast durchweg von mehr oder weniger großer Bedeutung sind, daß aber keinem einzigen für sich allein ein absolut entscheidender Wert beizulegen ist. Jedes Merkmal muß daher im Zusammenhalt mit den übrigen betrachtet und gewissermaßen gewogen werden, und nur eine Mehrheit von solchen wichtigen Merkmalen gibt einen einigermaßen sicheren Anhaltspunkt für die Systematik. Weichen zwei Pflanzengruppen in mehreren solchen Merkmalen ab, so spricht die Samenentwicklung gegen eine Verwandtschaft, auch ein einziges kann hierfür schon genügend sein. Positiv dagegen, für die Vermutung einer näheren Verwandtschaft, kann auch die Übereinstimmung in allen genannten Merkmalen noch nicht als genügend erachtet werden, da sie zu allgemein sind. Man kann in solchen Fällen mit Sicherheit gewöhnlich nur sagen, die Samenentwicklung spricht nicht gegen eine Verwandtschaft.

Soll die Samenentwicklung eine Verwandtschaft positiv feststellen helfen, so müssen wir die Übereinstimmung der einen Gruppe mit der anderen in speziellen Eigentümlichkeiten fordern.

Solche Eigentümlichkeiten könnte man vermuten und hat man gesucht in der fertilen Sporenzelle, im Eiapparat, der Suspensor- und Embryobildung. Ich kann jedoch auf Grund meiner Untersuchungen die Beobachtungen einzelner Forscher bestätigen, daß die natürlichen Gruppen hierin keine charakteristischen Eigentümlichkeiten aufweisen. Es ist nicht von Bedeutung, ob drei oder vier Sporenzellen gebildet werden und ob die untere oder obere davon zum Embryosack wird, da beides innerhalb der einzelnen Gattungen der Caricaceen, Passifloraceen und Aristolochiaceen abwechselnd vorkommt. Ebenso ist es gleichgültig, wo in der Eizelle und den Synergiden der Kern liegt, ob oben oder unten; das lehren die Loasaceen. Dieselbe Familie lehrt uns auch, daß der Suspensor bei den verschiedenen Gattungen sehr verschieden, einzellig oder vielzellig sein kann und daß die Haustorien in verschiedener Form auftreten können. In bezug auf Embryobildung endlich sehen wir an den Cucurbitaceen, daß es ebenfalls bedeutungslos ist, in welcher Ebene die erste Teilung erfolgt.

Dagegen zeigen die Angehörigen einer natürlichen Familie charakteristische Eigentümlichkeiten in der Testabildung. Sie weichen darin ab von Nichtverwandten und zeigen andererseits unter sich selber eine weitgehende Übereinstimmung. Diese geht speziell bei den Arten einer Gattung soweit, daß dieselben auf den ersten Blick aus der Testa als solche erkennbar sind. Es treten hier gewöhnlich nur geringe Va-

riationen in der Zahl der Zellagen einer Testaschicht oder kaum merkliche Verschiedenheiten in der Ausbildung der Zellen zutage. So bildet Sicyos angulata die zweite Zellschicht einlagig aus, Sicyos bryoniaefolius dagegen zweilagig; bei Cucumis sativa sind die Verdickungsleisten der Epidermis unverzweigt, bei C. Melo senden sie ganz kleine Ästchen aus. Bei den Gattungen einer Familie können die Unterschiede schon ziemlich bedeutend sein. Hier können die einzelnen Schichten der Testa sehr stark an Dicke variieren und auch die Zellen sehr verschieden ausgebildet sein, wie ein Vergleich der Abbildungen der Samenschalen der einzelnen Cucurbitaceengattungen zeigt, die in dieser Hinsicht besonders instruktiv sind.

Trotzdem sind alle Gattungen der Cucurbitaceen noch leicht an ihrer Testa als Angehörige derselben Familie erkenntlich; denn für alle Gattungen sind ausgedehnte Epidermisteilungen charakteristisch, aus denen die wichtigsten Schichten der Samenschale hervorgehen. Würde eine zweifelhafte Pflanzengattung mit den Cucurbitaceen übereinstimmen in den allgemeinen Merkmalen, wie Nucellus, Integumentzahl usw., in diesem Punkt aber ein abweichendes Verhalten zeigen, so könnte sie auf Grund der Samenentwicklung sicher nicht als Gattung dieser Familie gelten.

Ohne Bedeutung wäre dagegen, wie aus obigen Ausführungen hervorgeht, ein Abweichen in der Lagenzahl der aus der Epidermis hervorgegangenen Schichten. Die Bedeutungslosigkeit der verschiedenen Schichtdicke ersehen wir auch aus der hypodermalen Integumentschicht bei den Loasaceen und besonders bei den Caricaceen, bei denen hier Carica etwa sechsmal soviel Zellagen aufweist als Jaracatia. Bei den Aristolochiaceen scheint wieder die Teilung der Epidermis unwesentlich zu sein, die sich bei Aristolochia durchweg auf der Schmalseite, beim großen Samen von Aristolochia Sipho auch an der Breitseite findet, da sie bei der Gattung Asarum ganz unterbleibt. Sie hat hier auch nicht die Aufgabe wie bei den Cucurbitaceen, neue physiologisch wichtige Schichten zu bilden. Einzelne besondere Eigentümlichkeiten lassen sich an der Testa einer jeden Familie finden.

Neben der Testa können noch andere spezielle Eigentümlichkeiten, wie ein Obturator, ein Arillus, ein auffallender Gefäßbündelverlauf usw. zur Feststellung der verwandtschaftlichen Verhältnisse beitragen. Es lassen sich aber hierfür noch weniger allgemeine Regeln aufstellen; all diese Eigentümlichkeiten zur positiven Bestimmung einer Verwandtschaft müssen in jedem Falle eigens aufgesucht und in ihrem Werte geprüft werden. Handelt es sich hierbei um eine entferntere Verwandtschaft

als zwischen den Gattungen einer Familie, also zwischen Familien einer Ordnung etwa, so läßt sich naturgemäß keine ins einzelne gehende Übereinstimmung erwarten, doch muß man mindestens gewisse Hinweise auf jene Eigentümlichkeiten fordern, um eine positive Entscheidung auf Grund der Samenentwicklung treffen zu können.

Aber auch in dem Falle, wo alle genannten Bedingungen erfüllt sind, wo neben Übereinstimmung in den allgemeinen Grundlagen durch spezielle Eigentümlichkeiten positive Hinweise gegeben sind, kann die Samenentwicklung allein nicht die Entscheidung geben über die verwandtschaftlichen Beziehungen. Es ist zu beachten, daß die Samenentwicklung nur einen von den verschiedenen systematischen Gesichtspunkten darstellt und in Verbindung mit den übrigen gewürdigt werden muß.

Wenden wir die gewonnenen Prinzipien auf die untersuchten Familien an, so ergibt sich folgendes: Die Samenentwicklung läßt verwandtschaftliche Beziehungen jedenfalls zwischen Caricaceen und Passifloraceen vermuten. Die beiden Familien stimmen nicht nur in den notwendigen Grundmerkmalen überein, sie haben auch ein paar spezielle Züge gemeinsam. In erster Linie ist hier die Bildung der Sarkotesta zu nennen, die in beiden Familien aus der Epidermis und der hypodermalen Zellreihe hervorgeht und zwar mit ganz analogen Eigentümlichkeiten. Bei Carica wie bei Passiflora streckt sich nämlich die hypodermale Zellage partienweise stark in die Länge und bildet so grubige Vertiefungen der Sarkotesta (Fig. 33, 34, 39 und 40), eine auffallende Übereinstimmung, deren Bedeutung auch dadurch nicht gemindert wird, daß bei Adenia einzelne dieser langgestreckten Zellen sich aufteilen und verholzen (Fig. 41 *h*); denn dies ist wieder nur ein Analogon zu den übrigen hypodermalen Zellen von Carica, die sich ebenfalls aufteilen und verholzen (Fig. 34 *h*). Auch der Unterschied, daß bei Carica sich an den Einbuchtungsstellen auch die Epidermis ein- bis zweimal zu teilen pflegt (Fig. 34 *e'*), bei den Passifloraceen aber nicht, kann nicht ins Gewicht fallen, da dies auch bei der Caricacee Jaracatia nicht der Fall ist, außer es würde hier die hypodermale Schicht aus der Epidermis stammen, was ich an dem alten Material nicht sicher feststellen konnte; in diesem Falle wäre aber der Unterschied innerhalb der Caricaceen noch größer, als der zwischen Carica und Passifloraceen.

Eine weitere Übereinstimmung der beiden Familien zeigt sich in der Ausbildung der Hartschicht, die bei beiden durch langgestreckte Palisadenzellen gebildet wird, die aus der äußeren Epidermis des inneren Integumentes hervorgehen. Die Verschiedenheit in der Zahl

der Zellreihen im äußeren Integument hat nach den dargelegten Prinzipien keine Bedeutung. Beachtenswert ist endlich, daß ich bei Carica in ein paar Fällen in zweifelloser Weise die erste Anlage eines Arillus feststellen konnte, also die auffallendste Eigentümlichkeit der Passifloraceen. Demnach stimmen die Caricaceen und Passifloraceen nicht nur in den wesentlichen Hauptpunkten überein, sondern weisen auch gemeinsam einzelne charakteristiche Merkmale auf, die uns zu dem Urteil berechtigen: Die Samenentwicklung spricht für eine nahe Verwandtschaft zwischen Passifloraceen und Caricaceen.

Weniger Anhaltspunkte bietet die Samenentwicklung für die Vermutung einer näheren Verwandtschaft zwischen Caricaceen oder Passifloraceen und Cucurbitaceen. In den wesentlichen Punkten stimmen ja auch die Cucurbitaceen mit den beiden Familien überein, so daß die Samenentwicklung in keinem Falle gegen eine nähere Verwandtschaft spricht; jedoch sind keine genügenden positiven Hinweise in speziellen Eigentümlichkeiten gegeben. Es ist ja eine gewisse Ähnlichkeit in der Ausbildung der Epidermis vorhanden, auch die vereinzelten Teilungen derselben bei Carica erinnern an jene der Cucurbitaceen, allein es zeigt sich andererseits auch eine auffallende Verschiedenheit in der Bildung der Hartschicht, da diese bei der einen Gruppe im äußeren, bei der anderen im inneren Integument gebildet wird. Allerdings könnte man diese Verschiedenheit abschwächen durch den Hinweis, daß sie in beiden Fällen aus dem verlagerten Dermatogen hervorgehe, ein Argument, dessen Wert ich auf Grund der bisherigen Erfahrungen nicht beurteilen kann. Läßt man es gelten, so wäre die Hauptschwierigkeit beseitigt, dann würde die Samenentwicklung für eine nahe Verwandtschaft sprechen. Nicht verwertbar zugunsten einer Verwandtschaft ist die bei Caricaceen wie Cucurbitaceen auffallende außerordentliche Verdickung des äußeren Integumentes durch Zellteilungen, da diese nicht homolog sind, indem sie bei ersteren aus der hypodermalen Zellschicht, bei letzteren aus der Epidermis hervorgehen; sie sprechen aber auch nicht gegen eine solche. Ein gewißes Analogon zu den Epidermisteilungen der Kürbisgewächse ist, wie bereits erwähnt, trotzdem wenigstens bei Carica vorhanden (Fig. 33 und 34 *e'*). Erwähnenswert ist vielleicht noch die sehr ähnliche Ausbildung vom Pollenkorn und Pollenschlauch bei den Cucurbitaceen und Caricaceen, sowie die sehr ähnliche Form der hypodermalen Zellen bei Carica und manchen Cucurbitaceen, z. B. Luffa und Echinocystis.

Trotz dieser Ähnlichkeit müssen wir bei Abwägung der Merkmale für und wider sagen, sie reichen nicht hin, daß man sich auf Grund

derselben für eine nähere Verwandtschaft der Familien aussprechen könnte, es läßt sich mit Sicherheit nur sagen, die Samenentwicklung spricht nicht gegen eine Verwandtschaft der beiden Gruppen. Hält man andere systematische Merkmale für ausreichend, so steht die Samenentwicklung nicht dagegen, die Familien aneinander zu reihen.

Anders verhält es sich mit den Beziehungen der Cucurbitaceen zu den Campanulaceen. Die Samenanlagen der Campanulaceen besitzen nur ein Integument und einen dünnen Nucellus, zeigen also schon in zwei sehr wichtigen grundlegenden Merkmalen eine Abweichung. Wären auch im einzelnen verwandte Züge an den Samenanlagen feststellbar, so müßte doch auf Grund dieser beiden wichtigen Punkte allein schon dahin entschieden werden, daß die Samenentwicklung gegen eine Verwandtschaft der beiden Familien spreche.

Dasselbe gilt für die Loasaceen, die auch nur ein Integument und einen dünnen Nucellus aufweisen. Bei diesen konnte ich zudem durch eingehendere Untersuchung konstatieren, daß Entwicklung und Bau der Samen auch in allen charakteristischen Einzelheiten weitgehende Verschiedenheit gegenüber den Cucurbitaceen zeigen, so daß auf Grund derselben eine nähere Verwandtschaft als ausgeschlossen gelten darf.

Mit den Aristolochiaceen stimmen die Cucurbitaceen hinsichtlich des Haupttypus gleich den Caricaceen und Passifloraceen überein; die Aristolochiaceen erinnern an die Cucurbitaceen auch noch durch ihre Epidermisteilungen (Fig. 47 A). Doch weichen sie, wie auch von den beiden anderen Familien, von ihnen vor allem durch ihre Endospermbildung ab und weisen auch sonst keine übereinstimmenden Charaktere auf, so daß sie zu keiner der Familien in Beziehung gebracht werden können.

Sehr auffallend ist die äußere Ähnlichkeit der Samenanlagen der Cucurbitaceen und Ebenaceen; besonders Diospyros melanoxylon macht nach der Abbildung von Warming in seiner Samenanlage auf den ersten Blick ganz den Eindruck einer Cucurbitacee. Sie selber zu untersuchen hatte ich nicht Gelegeheit. Da sie jedoch nach Warming durch einen dünnen Nucellus, den Mangel einer Kalotte und den Besitz eines Epithels abweichen, so spricht trotz der weitgehenden Ähnlichkeit auch die Samenanlage gegen eine Verwandtschaft dieser Familien.

Dasselbe gilt für die Begoniaceen, die auch schon vielfach zu den Cucurbitaceen in Beziehung gebracht wurden, die sich aber auch durch einen dünnen Nucellus, also ein wichtiges grundlegendes Merkmal, unterscheiden.

Ähnliche Verhältnisse obwalten zwischen Caricaceen und Passifloraceen einerseits und Euphorbiaceen andererseits, deren Samenanlagen

ich in kurz orientierender Weise untersuchte. Die Samen beider Familien gehören nicht nur demselben Haupttypus an, sie weisen auch einen sehr ähnlichen Gesamthabitus auf. Sie zeigen dieselbe Form des Nucellus, dieselbe Hypostase, das Gefäßbündel in gleicher Weise ins innere Integument hinein sich verzweigend und als Hartschicht die äußere Epidermis des inneren Integumentes, und zwar in ganz ähnlicher Weise ausgebildet. Die Euphorbiacee Aleurites soll dazu noch einen Arillus besitzen. Einen Obturator konnte ich bei den Caricaceen allerdings nicht feststellen, doch ist dieser auch bei den Euphorbiaceen nicht allgemein, nach den Untersuchungen von Schweiger.

So schiene die Samenentwicklung zugunsten einer Verwandtschaft zwischen Caricaceen und Euphorbiaceen zu sprechen, für welche Usteri auf Grund anderer Eigentümlichkeiten eingetreten ist. Er verweist auf die gelegentliche Trimerie der Zwitterblüten der Correaeform von Carica, die dithecischen Staubblätter mit gelegentlich verschmolzenen Lokulamenten ähnlich jenen der Euphorbiaceen, die Milchröhren, die bei Carica ähnlich gegliedert sind wie bei Alchornea, und die Stärke im Milchsaft, die nur bei Caricaceen, Euphorbiaceen und Apocynaceen vorkomme. Indes trotz der vielfachen Übereinstimmung läßt sich die Entwicklung der Samenanlagen nicht sicher zugunsten dieser Anschauung verwerten, da sie epitrop sind, was, wie im prinzipiellen Teil dargelegt wurde, von vielen Forschern für systematisch wichtig erachtet wird. Wenn diese Anschauung auch wieder von anderen nicht geteilt wird, so läßt sich doch mit Rücksicht auf diese Meinungsverschiedenheit die Frage zur Zeit noch nicht mit Gewißheit entscheiden.

III. Kurze Zusammenfassung der Hauptresultate.

I. Aus der Samenentwicklung der einzelnen Familien sei hervorgehoben:

1. Die Samenanlagen der Cucurbitaceen entstehen an 1—5 kräftigen Plazenten, die aus den Rändern ebensovieler Fruchtblätter hervorgegangen sind. Es läßt sich eine vollkommene Reduktionsreihe von der ursprünglichen Zahl 5 zur Zahl 1 nachweisen bei den Fruchtblättern, Plazenten und Samenreihen, sowie eine Reduktion von zahlreichen Samen bis zu einem einzigen.

Ihrem Aufbau nach sind die Samenanlagen anatrop, sie besitzen einen dicken Nucellus und zwei Integumente, von denen das innere Neigung zur Verkümmerung zeigt und in Rückbildung begriffen zu sein scheint. Nach der Befruchtung wird es bald größtenteils aufgezehrt,

seine Reste verkleben mit dem äußeren Integument. Eine kongenitale Verwachsung findet nicht statt, auch bei Sicyos nicht. Das kräftige äußere Integument wird bis zum Nucellusscheitel von einem, bei manchen Gattungen verzweigten Gefäßbündel durchzogen. Besonders charakteristisch sind mehr oder weniger ausgedehnte perikline Teilungen der Epidermis, welche die drei anatomisch und physiologisch wichtigsten Schichten der Samenschale erzeugen. In der Anlage dieser Schichten stimmen alle Arten und Gattungen überein, in der Ausbildung zeigen die Arten kleine, die Gattungen oft schon bedeutende Unterschiede. Die Sporenmutterzelle wird durch einige bis zahlreiche Schichtzellen ins Innere des Nucellus verlagert, wo sie 3—4 Sporenzellen erzeugt, deren unterste zum Embryosack wird. Die Embryosackentwicklung und Befruchtung ist normal. Das Endosperm verdrängt den Nucellus bis auf die Epidermis und wird seinerseits wieder vom Embryo bis auf eine einzige Lage aufgezehrt. Sehr auffallend ist das Verhalten des Pollenschlauches, der bei ein paar Gattungen eine große Ausbauchung zeigt, bei Cucurbita sogar eine mehrfache Verzweigung. Die darauf gegründete Theorie von B. Longo, daß der Pollenschlauch bei Cucurbita schon von jungen Stadien der Embryoentwicklung an der einzige Vermittler von Nährmaterial sei, ist indes absolut unhaltbar. Auch bei Cucurbita ist die Zufuhr auf dem normalen Weg durch die Chalaza möglich und auch wirklich.

Auch die Frage, ob der Pollenschlauch vielleicht neben der normalen Nahrungszufuhr dem Embryo oder Embryosack direkt Material zuführe, ist zu verneinen. Er kann lediglich durch seine rückwärtige Partie Material an den Nucellushals vermitteln, der in Wirklichkeit als sekundäres Nährorgan betrachtet werden muß, und zwar nicht nur bei Cucurbita, sondern bei allen Cucurbitaceen. Der Pollenschlauch ist hierbei von sehr untergeordneter Bedeutung.

2. Die Samenanlagen der Caricaceen entstehen gewöhnlich an fünf Fruchtblättern, die ebenso viele parietale Plazenten bilden, doch treten auch 10 Fruchtblätter mit 10 Plazenten auf, andererseits auch drei Plazenten und alle Zwischenstufen. Die Plazenten können mehr oder weniger tief in die Fruchtknotenhöhle hineinragen oder in der Mitte verwachsen, so daß der Fruchtknoten bald ein-, bald mehrfächerig ist. Die Samenanlagen sind nicht auf die Plazenten beschränkt, sondern entwickeln sich auf der ganzen Oberfläche der Fruchtblätter. Ihrem Aufbau nach sind sie anatrop, sie besitzen einen dicken Nucellus mit einer Kalotte und zwei Integumente, von denen das innere die Hartschicht und das äußere weitere vier charakteristische Schichten der

Samenschale erzeugt. Auffallend ist, daß das Gefäßbündel etwas ins innere Integument eindringt. Die Sporenmutterzelle erzeugt 3—4 Tochterzellen, von denen eine beliebige zum Embryosack werden kann. Das Endosperm ist im reifen Samen außerordentlich stark entwickelt, vom Nucellus bleibt nur die verdickte Epidermis erhalten. Die Befruchtung wird durch einen kräftigen Pollenschlauch bewirkt; Parthenogenese wurde nicht beobachtet, wohl aber Parthenokarpie. In ein paar Fällen konnte ich die rudimentäre Anlage eines Arillus beobachten.

3. Die Samenanlagen der Passifloraceen entstehen in einem einfächerigen Fruchtknoten in mehreren Reihen an drei Plazenten. Sie sind anatrop, besitzen einen dicken Nucellus mit einer Kalotte und zwei Integumenten, von denen das innere drei Zellagen aufweist, das äußere 2—4, je nach den Gattungen oder Arten. Die Epidermis bleibt nach der Befruchtung ungeteilt, die zweite Schicht streckt sich bedeutend in die Länge und teilt sich oder bleibt ungeteilt. Geteilt kann sie sich als Sklerotesta entwickeln, sonst bildet sie gemeinsam mit der Epidermis die Sarkotesta. Die eigentliche Hartschicht wird von der äußeren Lage des inneren Integumentes gebildet. Vom Nucellus bleibt nur ein dünnes Häutchen, das Endosperm dagegen stellt noch im reifen Samen eine mächtige Schicht dar. Der Same wird allmählich vom Funiculus aus mit einer häutigen Hülle, dem Arillus, umgeben.

4. Die Samenanlagen der Aristolochiaceen entstehen in langen Reihen an sechs parietalen, freien oder verwachsenen Plazenten. Sie sind anatrop und besitzen einen vielschichtigen, dorsiventral abgeplatteten Nucellus mit einer Kalotte und zwei Integumente. Das innere Integument besteht aus drei Zellagen, die zusammen die Hartschicht bilden, das äußere aus zwei Zellagen, die bei Asarum sich nicht mehr teilen, während bei Aristolochia die Epidermis je nach den verschiedenen Arten noch 2—12 Zellagen erzeugen kann. Die Zellen dieser Schicht sind vielfach als Ölzellen ausgebildet. Besonders reich an solchen ist der Funiculus, doch ist es fraglich, ob er deshalb mit dem „Elaiosom" von Asarum auf die gleiche Stufe zu stellen ist.

5. Die Samenanlagen der Loasaceen entstehen gewöhnlich an drei oder fünf kräftigen, parietalen Plazenten, die durch ihre Spaltung und Rückwärtsbiegung sehr an jene der Cucurbitaceen erinnern; doch kommt auch eine einzige Placenta vor. Ihrem Aufbau nach sind die Samenanlagen anatrop. Sie besitzen einen dünnen Nucellus und ein Integument. Über dem Embryosack bildet sich keine Kalotte von Schichtzellen aus. Der Embryosack zehrt sehr bald die ihn umgebende Epidermis des Nucellus auf und wird dann von der innersten Zellage des

Integumentes umgeben, das sich zu einem Epithel ausgebildet hat. Dieses Epithel dient dazu, die Integumentzellen aufzulösen und ihren Inhalt dem Embryosack zuzuführen. Die gleiche Aufgabe haben die sehr mächtigen Haustorien in der Mikropyle und Chalaza, und zuweilen auch im zentralen Teil des Embryosackes. Die Endospermbildung ist eine verschiedene im zentralen Teil, in den Haustorien und in den Verbindungspartien. Die Samenschale ist im reifen Zustande nur von der außerordentlich großzelligen Epidermis und den zusammengedrückten Resten der hypodermalen Zellen gebildet. Der Eiapparat wandert meist in das Mikropylhaustorium hinein, die befruchtete Eizelle schiebt aber dann den Embryo wieder durch einen langen Embryonalschlauch oder Suspensor, der einmal oder mehrmals geteilt sein kann, in den ursprünglichen Embryosack herein.

II. Aus der Vergleichung der untersuchten Familien sei hervorgehoben:

1. Die von der Forschung für die systematische Verwertung der Samen aufgestellten Prinzipien lassen sich auf Grund neuerer Einzeluntersuchungen und meiner eigenen Beobachtungen dahin beurteilen, daß die meisten wohl wertvoll sind, daß aber keinem einzigen der angegebenen Merkmale ein absolut entscheidender Wert beizumessen ist; nur eine Mehrheit von solchen Merkmalen kann einen einigermaßen sicheren Anhaltspunkt für die Systematik geben, doch zunächst auch nur in negativem Sinne, für eine positive Feststellung von verwandtschaftlichen Beziehungen müssen wir neben der Übereinstimmung in diesen Hauptmerkmalen noch die Übereinstimmung der einen Gruppe mit der anderen in spezielleren Eigentümlichkeiten fordern.

Solche sind nach meiner Ansicht auf Grund meiner eigenen Untersuchungen vor allem in der Testabildung zu suchen, und daneben können noch zufällige auffallende Eigentümlichkeiten, wie Obturator- und Arillusbildung, eigentümlicher Gefäßbündelverlauf usw., zur Feststellung verwandtschaftlicher Beziehungen beitragen. Handelt es sich um verwandtschaftliche Beziehungen entfernterer Gruppen, also zwischen Familien einer Ordnung etwa, so läßt sich naturgemäß keine ins einzelnste gehende Übereinstimmung erwarten, doch muß man mindestens gewisse Hinweise auf jene Eigentümlichkeiten fordern, um eine positive Entscheidung auf Grund der Samenentwicklung geben zu können. Doch auch dann ist noch zu beachten, daß die Samenentwicklung allein nicht entscheiden kann, sondern nur einer von den verschiedenen systematischen Gesichtspunkten ist.

Die Anwendung dieser Prinzipien auf die untersuchten Familien ergibt folgendes: Was die Beziehungen der Cucurbitaceen zu den Caricaceen und Passifloraceen betrifft, so spricht die Samenentwicklung in keinem Falle gegen eine Verwandtschaft, doch bietet sie nicht genügend positive Anhaltspunkte, sie für eine solche zu verwerten. Hingegen spricht die Samenentwicklung direkt gegen eine Verwandtschaft der Cucurbitaceen mit den Campanulaceen, Loasaceen, Aristolochiaceen, Begoniaceen und Ebenaceen.

Die Aristolochiaceen und Loasaceen können auch nicht zu den Caricaceen und Passifloraceen in Beziehung gebracht werden.

Dagegen lassen sich auf Grund der Samenentwicklung verwandtschaftliche Beziehungen vermuten zwischen den Caricaceen und Passifloraceen.

Eine auffallende Ähnlichkeit zeigen auch die Samen der Caricaceen und Euphorbiaceen, doch weichen sie in einem Punkte ab, dem noch von manchen Forschern Bedeutung beigelegt wird, so daß die Samenentwicklung zur Zeit nicht positiv zugunsten einer Verwandtschaft der beiden Familien verwertet werden kann.

Literatur.

Amici, G. B., Osservazioni microscopische sopra varie piante. Ann. Sci. Nat., 2, 1824.

Baillon, H., Histoire des plantes, 1886.

Ders, Mémoire sur la famille des Ranonculacées. Adansonia, 5, 1863.

Balicka Iwanowska, G., Contribution à l'étude du sac embryonaire chez quelques Gamopetales. Flora, 86, 1899.

Bentham, G. u. Hooker, J. D., Genera plantarum, 1867.

Bertrand, C. E., Téguments séminaux des Gymnosperms. Ann. Sci. Nat. 1878.

Billings, Fr. H., Beiträge zur Kenntnis der Samenentwicklung. Flora, 88, 1901.

Brongniart, A., Mémoire sur la génération et développement de l'embryon dans les végétaux phanérogames. Ann. Sci. Nat., 12, 1827.

Ernst, A. u. Schmid, E., Embryosackentwicklung und Befruchtung bei Rafflesia Patma Bl. Ber. D. bot. Ges., 27, 1909.

Engler u. Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien.

Eichler, A. W., Blütendiagramme, 1875.

Fickel, J. Fr., Über die Anatomie und Entwicklung der Samenschalen einiger Cucurbitaceen. Leipzig 1874.

Goebel, K., Organographie der Pflanzen. Jena 1898—1901.

Godfrin, M., Étude histologique sur les téguments séminaux des Angiosperms. Nancy 1880.

Harz, C. O., Landwirtschaftliche Samenkunde. Berlin 1885.

v. Höhnel, Fr., Morphologische Untersuchungen über die Samenschalen der Cucurbitaceen. Wien 1877.

Hofmeister, Wilh., Die Entstehung des Embryos der Phanerogamen. Leipzig 1849.

Hofmeister, Wilh., Neue Beiträge zur Kenntnis der Embryobildung der Phanerogamen. Leipzig 1859—61.

Kirkwood, J. E., The comparative embryology of the Cucurbitaceae. New York 1904.

Lang, Fr. X., Untersuchungen über Morphologie, Anatomie und Samenentwicklung von Polypompholyx und Byblis gigantea. Flora, 88, 1901.

Longo, B., Ricerche sulle Cucurbitaceae e il significato del percorso intercellulare (endotropico) del tubetto pollinico. R. Acad. dei Lincei, 30, Roma 1903

Ders, La nutrizione dell' embryone delle Cucurbita. R. Acad. dei Lincei, Roma 1903.

Lothar, H. Aimé, Essai sur l'anatomie comparée des organes végétatifs et des téguments séminaux des Cucurbitacees. Lille 1881.

Mirbel, C. F. B., Nouvelles recherches sur la structure et les developpements de l'ovule végétale. Ann. Sci. Nat., 17, 1829.

Naudin, C., Organographie végétale. Ann. Sci. Nat., IV, 4, 1855.

Palm, Studien über Konstruktionstypen und Entwicklungswege des Embryosackes der Angiospermen. Akad. Abhandlung, Stockholm 1915.

Reutter, E., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Blüte. Bot. Ztg. 1876.

Rüger, G., Beiträge zur Kenntnis der Gattung Carica. Diss., Erlangen 1887.

Schleiden, M. J., Bemerkung zur Bildung des vegetabilischen Embryo. Flora, 27, 1844.

Schweiger, J., Beiträge zur Kenntnis der Samenentwicklung der Euphorbiaceen Flora 1905.

van Tieghem, P., L'oeuf des plantes, considéré comme base de leur classification Ann. Sci. Nat., 8, 1901.

Ders., Structure de l'ovule des Caricacées. Ann. Sci. Nat., 17, 1903.

Warming, E., De l'ovule. Ann. Sci. Nat., VI, 5, 1878.

Ders., Observations sur la valeur systématique de l'ovule. Kopenhagen 1913.

v. Wettstein, R., Handbuch der systematischen Botanik. Leipzig u. Wien 1911.

Zur Organographie der Characeen[1].

Von **K. Goebel.**

(Mit 21 Abbildungen im Text.)

I. Einleitung.

Der merkwürdige zelluläre Aufbau der Characeen ist bekanntlich namentlich durch die entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen von A. Braun[2]) klargelegt worden. Später wurden diese durch Sachs in seinem Lehrbuche ergänzt und durch vortreffliche Abbildungen erläutert. De Bary fügte dann die Klarlegung des Befruchtungs- und Keimungsvorgangs hinzu. Diese Untersuchungen sind es ja auch, welche mehr oder minder ausführlich in allen späteren Darstellungen wiederholt werden. Sie wurden im einzelnen vervollständigt durch die Arbeiten von Giesenhagen, Debski u. a.

Dazu kamen die Ergebnisse zytologischer Forschung. Diese zeigten dreierlei.

Einmal eine Übereinstimmung der Kern- und Zellteilungsverhältnisse mit denen höherer Pflanzen, eine Übereinstimmung, die Strasburger[3]) zu folgenden Ausführungen veranlaßte:

„Um es gleich auszusprechen, so halte ich die Characeen für eine Gruppe von Organismen, deren Ursprung in algenähnlichen Vorfahren gelegen haben mag, die in ihren jetzigen Repräsentanten aber die Endglieder einer Reihe darstellt, deren phylogenetische Entwicklung kaum kürzer gewesen sein dürfte, als jene, die in den Bryophyten gipfelte. Auf die Länge dieses Weges schließe ich aus dem Umstande, daß er hinreichte, um die karyokinetischen Vorgänge auf dieselbe Höhe zu bringen, welche sie bei den Archegoniaten erlangten und die für Kern- und Zellteilungen der höher organisierten Pflanzen sowie für die Kernteilungen der höher organisierten Tiere charakteristisch ist.“

---

1) In des Verf.'s „Organographie“ konnten die Characeen nicht besprochen werden. Da sie aber für allgemein organographische Probleme wichtig sind, so sei ihre Bedeutung für diese hier erörtert.

2) A. Braun, Über die Richtungsverhältnisse der Saftströme in den Zellen der Characeen. Monatsb. der Berl. Akad. der Wissensch. 1852, 1853.

3) Strasburger, Einiges über Characeen und Amitose. Wiesner-Festschrift. Wien 1908, pag, 24.

Wie schon Treub und Debski, betont auch Strasburger diese Übereinstimmung besonders, er meint, die Kern- und Zellteilungsvorgänge, wie er sie bei Chara fragilis und Nitella syncarpa studiert habe, könnten ebenso bei einer phanerogamen Pflanze sich vollziehen. Auch die Entwicklung der Spermatozoiden ist mit tiefgreifenden Umgestaltungen des Zellinhalts verbunden, wie sie sonst bei Thallophyten nicht bekannt sind. Die zytologische Untersuchung der vegetativen Organe der Charen bestätigt also ebenso wie die der Spermatozoidentwicklung ihre ganz vereinzelte Stellung innerhalb der Thallophyten.

Als das zweite Ergebnis der zytologischen Untersuchung der Characeen möchte ich bezeichnen, daß sie uns die Verschiedenheit im Verhalten der Zellen einigermaßen verständlich gemacht hat. Diese Verschiedenheit besteht bekanntlich darin, daß bei der Teilung der Segmente zwei ungleich sich verhaltende Zellen gebildet werden: die weiterer Teilung fähige Knoten- und die die Teilungsfähigkeit entbehrende Internodialzelle. Es werden also nicht „äquipotente", sondern sofort Zellen verschiedener Befähigung bei der Teilung gebildet. Die Zytologie zeigt, daß das darauf beruht, daß die beiden Schwesterzellen von Anfang an ungleich mit Kernsubstanz und Protoplasma ausgestattet werden. Debski[1]) hob z. B. hervor, daß bei der Teilung einer Segmentzelle der Knotenkern von Anfang an viel größer und dicker sei als der der Internodialzelle. Auch zwischen Scheitelzelle und Segmentzellen finden Verschiedenheiten statt.

„Bei Chara crinita[2]) . . . zeigten die Scheitelzellen der in Entwicklung begriffenen Kurztriebe (Blätter) und Rindenlappen eine dichtere an extranukleären Nukleolen reiche Zytoplasmaansammlung über ihren Kern. Dort verharrte auch diese Ansammlung während der Kernteilung, so daß sie . . . dem neuen Scheitelzellkern zufiel, während sein Schwesterkern, der Segmentkern, leer ausging."

In den Internodialkernen findet eine Vermehrung des Chromatins nicht statt (pag. 35). Wie er ferner feststellte, findet in allen Charazellen, die sich nicht mehr teilen sollen, eine Verdichtung des Gerüstwerkes, eine Steigerung seiner Tinktionsfähigkeit, eine Zunahme der Nukleolensubstanz und eine Abnahme des Chromatins statt.

Es findet also bei den Characeen schon bei der Zellteilung eine Sonderung „embryonaler" und somatischer Zellen statt, die sich schon in der mikroskopisch wahrnehmbaren Kern- und Plasmaverschiedenheit

1) Br. Debski, Beobachtungen über die Kernteilung bei Chara fragilis. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXX, pag. 204.

2) Strasburger, a. a. O. pag. 36.

ausspricht. An den Knoten bleiben in der oberen Hälfte Gruppen kleinerer plasmareicher Zellen erhalten, aus denen Wurzeln (Rhizoiden), nacktfüßige Zweige und Zweigvorkeime hervorgehen können.

Wenn aber Strasburger sagte: „Dieses Verfahren, eine Mehrzahl lebendiger Zellen, denen eine ganz bestimmte Beteiligung an dem Aufbau des Körpers zukommt, frühzeitig von jeder weiteren Bildungstätigkeit auszuschalten, steht ganz vereinzelt im Pflanzenreiche da, und weist mit zahlreichen anderen Merkmalen den Characeen eine ganz isolierte Stellung im Pflanzensystem an“ (a. a. O. pag. 36), so möchte ich mich dem nicht anschließen. Denn es scheint mir hier nichts anderes vorzuliegen, als in zahlreichen anderen Fällen, wo Organreserven gebildet werden, seien diese nun Ruheknospen bei höheren Pflanzen oder weiterer Entwicklung fähige „Initialen“ bei Moosen.

Die Bedeutung dieser Organreserven für den Ersatz verloren gegangener Sprosse und Wurzeln bedarf keiner weiteren Erläuterung.

Wir haben also bei den Charen folgende Zellformen bezüglich ihrer Entwicklungsfähigkeit zu unterscheiden:

1. Unbegrenzter Weiterentwicklung fähige Sproßscheitelzellen (wahrscheinlich auch Wurzelscheitelzellen);
2. begrenzter Entwicklung fähige Blattscheitel- und Knotenzellen;
3. embryonale Zellen mit zeitweiliger Hemmung (Organreserven).

Alle diese drei Zellformen sind embryonale, deren begrenzte Entwicklungsfähigkeit oder zeitweilige Hemmung (2 und 3) entweder korrelativ bedingt ist oder von vornherein auf einer verschiedenen Ausstattung mit Baumaterial beruhen kann, wie dies z. B. für die Scheitelzellen der „Blätter“ im Gegensatz zu denen der Sprosse anzunehmen ist;

4. Dauerzellen, die von Anfang an nicht mehr sich teilen können (z. B. Internodialzellen, Zentralzellen der Sproßknoten).

Daß auch bei den Sproßscheitelzellen die Entwicklungsfähigkeit nur theoretisch, nicht aber wirklich eine unbegrenzte ist, da sie ja in Wirklichkeit doch nicht fortdauernd weiter wachsen, dürfte nicht durch innere, sondern durch äußere Beziehungen bedingt sein; dadurch also, daß mit Erreichung einer bestimmten Größe die Existenzbedingungen (auch bei hinreichender Wassertiefe) immer ungünstiger werden, z. B. was die mechanische Beanspruchung, den Stofftransport, die Erschöpfung durch Bildung von Fortpflanzungsorganen usw. betrifft. So weit meine Erfahrungen mit Chara foetida reichen, zeigt diese in sehr einfacher Weise, daß man durch Verwendung der Langtriebe zu Stecklingen sie unbegrenzt weiter wachsen lassen kann, ähnlich wie Klebs dies bei sonst „einjährigen“ höheren Pflanzen erreichen konnte. Die Charen

haben aber den Vorteil, daß die Stecklingskulturen hier noch viel einfacher sind, als bei Landpflanzen.

Als drittes Ergebnis der zytologischen Untersuchungen ist hervorzuheben der Nachweis, daß die diploide Phase auf die reifende Zygote beschränkt ist, bei deren Keimung die Reduktionsteilung stattfindet[1]).

Die Untersuchung des zellulären Aufbaus (im weitesten Sinne) hat also bei den Charen zweifelsohne wichtige Ergebnisse gezeitigt. Aber sie hat, wie mir scheint, zwei andere Fragestellungen stark in den Hintergrund gedrängt. Die eine, um die sich auch A. Braun schon Verdienste erworben hat, ist die nach der Gesamtsymmetrie des Aufbaues, die andere die nach der Beeinflußbarkeit der Organbildung.

Beide mögen auf Grund neuer Untersuchungen des Verf.'s[2]) hier besprochen werden.

II. Die Symmetrieverhältnisse bei den Charen.

Die Leser, welche die neueren Darstellungen der Characeenmorphologie bei Wille, Oltmanns, Lotsy u. a. studieren, werden zwar über den zellulären Aufbau dieser Pflanzengruppe eingehenden Aufschluß erhalten. Aber ich glaube, daß nicht alle zu den Sätzen gelangen werden, welche ich als die für die Characeenmorphologie grundlegenden betrachten möchte. Es sind die folgenden:

Alle Organe der Characeen zeigen nicht nur

a) einen Aufbau aus Knoten und Internodien, sondern charakteristisch ist:

b) daß alle Knoten dorsiventrale Beschaffenheit haben;

c) aus solchen dorsiventralen Bausteinen kann ein radiäres Organ wie die Sprosse dadurch hervorgehen, daß diese spirotroph sind. Blätter und Wurzeln dagegen bleiben im ganzen dorsiventral. Doch sind sie in Wirklichkeit wohl auch, aber viel schwächer, spirotroph als die Sprosse.

Von diesen Sätzen sind namentlich a) und c) nichts weniger als allgemein anerkannt, demgemäß auch b) nicht. Ihre Berechtigung ist also im folgenden nachzuweisen.

a) Gliederung in Knoten und Internodien. Für Langtriebe und Kurztriebe ist diese unmittelbar gegeben. Es bleibt also nur noch übrig, darzutun, daß sie auch bei den Wurzeln vorhanden ist und daß

1) F. Öhlkers, Beitrag zur Kenntnis der Kernteilungen bei den Characeen. Ber. der deutsch. botan. Gesellsch., Bd. XXXIV (1916).

2) Er wurde dabei durch Herrn Dr. M. Hirmer in sehr dankenswerter Weise unterstützt.

die Vorkeime hier wie in anderen Fällen nichts anderes sind als vereinfachte Formen der Folgestadien.

A. Wurzeln.

Dem äußeren Anschein nach sind sie von den Sprossen — auch abgesehen von ihrem Chlorophyllmangel — recht verschieden. So kam es, daß man sie vielfach lediglich als Anhangsorgane der Sprosse betrachtet und teilweise sogar als „Wurzelhaare" bezeichnet hat. Sie stehen aber zu den Sprossen nicht in dem Verhältnis, in welchem ein Wurzelhaar einer Samenpflanze zu deren Sproßachse steht, sondern sie verhalten sich wie die Wurzeln dieser Pflanze zur Sproßachse. Das ist ein großer Unterschied! Im ersteren Falle liegt ein bloßes Anhangsorgan vor, im zweiten handelt es sich um zwei homologe, verschiedenen Lebensbedingungen angepaßte Organe.

Die Verschiedenheiten in der Ausbildung zwischen Charawurzeln und Charasprossen aber stehen in deutlicher Beziehung zu der Verschiedenheit der Lebensverhältnisse. Das läßt sich im einzelnen freilich nicht immer leicht nachweisen. Wenn aber z. B. die Wurzeln keine Berindung haben (die sie ja auch in mechanischer Beziehung nicht brauchen) so werden wir sehen, daß auch bei in den Schlamm gesteckten Sproßspitzen die Berindung unterbleibt — ebenso wie das Ergrünen der Chlorophyllkörper.

Die Wurzeln können bedeutende Länge erreichen (bei Chara foetida waren solche von 7 cm vorhanden). Sie stellen scheinbar einfache Zellenreihen dar, deren eigentümlich gebogene Querwände ja oft besprochen und mit denen der Moosrhizoiden verglichen worden sind.

Eine eigentümliche Terminologie knüpft sich an sie, die auf A. Braun zurückgeht. Er sagt von der Beschaffenheit der Querwände: „Man kann sie der Vereinigung zweier vorgestreckter, in entgegengesetzter Richtung mit den Sohlen aneinanderstehender menschlicher Füße vergleichen."

Alle späteren Darsteller haben das getreulich nachgeschrieben. Mir scheint das Bild ebenso überflüssig wie unzweckmäßig. Es genügt doch zu sagen, daß die Wände sohlenförmig oder S-förmig gebogen sind. Aber wozu soll man sich überlegen, wo die Ferse und wo die Zehen der beiden Füße sind — ob es möglich ist, daß ein Akrobat das Kunststück mit seinen eigenen Füßen fertig bringt oder nur mit Hilfe eines anderen usw. Tatsächlich meinten Wille[1]) und Migula[2]),

1) In Engler-Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien, I, 2.

2) Migula, Die Characeen in Rabenhorst's Kryptogamenflora.

daß die Abgrenzung der unten zu erwähnenden Knotenzelle an der „Ferse" eines der „Füße" erfolge, während sie, wie wir sehen werden, der „Zehenregion" eines Fußes angehört!

Also lasse man doch dieses Bild, das deshalb entstanden ist, weil an der Stelle, wo die Querwand sich ansetzt, die Wurzel angeschwollen zu sein pflegt (und deshalb sich die weiter oben und unten liegenden Teile von den „Gelenken" abheben), ebenso fallen, wie die Braun'sche Bezeichnung „Gelenke" für diese Stelle! Auch diese ist offenbar deshalb entstanden, weil Wirbeltierknochen am Gelenke dicker zu sein pflegen als an anderen Stellen. Aber die Charawurzeln selbst haben keine Gelenke. Deshalb ist die Bezeichnung ein Widerspruch mit allem, was man sonst bei Pflanzen ein Gelenk nennt. Man tritt A. Braun's großen Verdiensten um die Morphologie der Charen gewiß nicht zu nahe, wenn man diese nicht glücklichen Bezeichnungen fallen läßt — an überflüssigen Namen hat die Botanik ja immer noch genügenden Vorrat.

„Die Wurzeln der Characeen haben nie eine Spur von Blattquirlen, daher auch keine Knoten, denn die nachher zu beschreibenden Gelenke verdienen diesen Namen nicht" [1]). Mit diesem Satz hat A. Braun die oben aufgestellte Behauptung, daß auch die Characeenwurzeln in Knoten und Internodien gegliedert seien, verneint.

Ihm folgen — mit einer Ausnahme — auch alle folgenden Darsteller, welche ebenso wie die zwei Füße und das Gelenk, auch die Knotenlosigkeit der Wurzeln übernommen haben. So z. B. Wille und Migula.

Giesenhagen [2]) dagegen spricht bei den Wurzeln von Knoten, eine Auffassung, die auch der Verf. für die richtige hält. Indes ist sie nicht durchgedrungen, denn Oltmanns [3]) meint, es könne bei den Wurzeln „kaum noch" die Rede von einer Differenzierung in Knoten und Internodien sein.

Wenn wir diese für die Characeenmorphologie wichtige Frage prüfen, so müssen wir vor allem den Ausgangspunkt der Braun'schen Auffassung im Auge behalten. Braun maß die Charen mit dem den Samenpflanzen entnommenen Maßstab, wie aus seiner ganzen Terminologie (Blätter, Stipula, Eiknospe usw.) hervorgeht. Bei den Samenpflanzen ist die Gliederung der Sproßachsen in Knoten und Internodien tatsächlich mit der Blattbildung verknüpft. Die Wurzel hat

1) A. Braun, a. a. O. pag. 46.

2) K. Giesenhagen, Untersuchungen über die Characeen I. Flora, Bd. LXXXII (1897), pag. 507.

3) Oltmanns, Morphologie und Biologie der Algen, Bd. I, pag. 337.

bei ihnen also keine Knoten. Von diesem Standpunkt aus ist es ganz verständlich, wenn A. Braun sagt, die Wurzeln der Characeen haben keine Knoten, weil sie keine Blätter haben.

Aber ein solches Hineintragen von Abstraktionen aus einer Pflanzenklasse in eine ganz andere werden wir jetzt nicht mehr als berechtigt anerkennen können. Als das Wesentliche der Knotenbildung in den oberirdischen Teilen der Charen erscheint mir nicht die Blattbildung. Diese wird ja erst dadurch bedingt, daß in jeder Segmentzelle eine weiterer Entwicklung fähige von einer nur noch wachstumsfähigen Zelle abgetrennt wird. Erstere liefert den Knoten, letztere das Internodium. Auch diese Namen sind den Samenpflanzen entlehnt und erwecken die Vorstellung, als ob der Knoten stets die ganze Breite der Achse einnehmen müsse, so also, daß ein Knoten stets zwei Internodien voneinander trenne. Die Knotenzelle kann aber auch einseitig gelagert sein, ohne dadurch ihre wesentliche Eigentümlichkeit: die der

Fig. 1. Schema für die Knotenbildung. X X die die Knotenzelle vom Segment abtrennende Wand, K die Knotenzelle *1* im Sproß und den Blättern, *2* im Vorkeim, *3* Ausnahmefall im Vorkeim, *4* und *5* bei Wurzeln.

weiteren Teilung, einzubüßen. Eine solche einseitige Lagerung findet sich in besonders stark ausgeprägter Weise bei den Wurzeln, bei denen die Knotenzelle vielfach die Segmentwand gar nicht mehr trifft. Es sei auf die schematische Abbildung in Fig. 1 verwiesen. Sie zeigt, daß die Wand XX, welche die Knotenzelle abschneidet, durchaus nicht immer rechtwinklig, sondern öfters schief zur Längsachse steht. So ist es namentlich bei den Vorkeimen der Charen (Fig. 1, *2*), die außerdem sehr lehrreiche Variationen zeigen.

So hat schon Pringsheim[1]) beobachtet, — und auch mir kamen derartige Fälle zu Gesicht — daß sich im Vorkeim die Wand XX nur an einer Seite der Außenwand ansetzt[2]), oder daß sie — was

1) Pringsheim, Über die Vorkeime usw. Jahrb. f. wissenschaftl. Botanik, Bd. III, pag. 312.

2) Man kann diese Auffassung übertragen auch auf den Fall abnormer Blatt-

freilich seltener eintritt — die Querwand gar nicht mehr trifft, sondern sich in der Außenwand ansetzt, wie in Fig. 1, *5*. Damit ist das Verhalten der Wurzeln erreicht. Bei den Vorkeimen aber kann es gar keinem Zweifel unterliegen, daß die abnorm gelagerte, durch die Wand XX abgeschnittene Zelle wirklich eine Knotenzelle ist — es entspringen aus ihr auch die an den sonstigen Vorkeimknoten auftretenden Anhangsgebilde.

Die Analogie mit den Wurzeln liegt in diesem Falle auf der Hand. Daß an den Wurzelknoten keine Blätter, sondern Seitenwurzeln entspringen, ist selbstverständlich. Unten wird darauf hinzuweisen sein, daß dies ebenso in einseitig beginnender Reihenfolge geschieht, wie bei Sproß- bezw. Blattknoten. Übrigens können auch Vorkeime aus den Wurzelknoten hervorgehen.

Es bedarf wohl keiner weiteren Ausführungen, um die von A. Braun herstammende, auch jetzt noch festgehaltene Auffassung, daß die Wurzeln keine Knoten besäßen, als unhaltbar zu betrachten. Doch ist es von Interesse, noch auf etwas anderes hinzuweisen.

A. Braun stützt seine Annahme, daß der Aufbau der Wurzeln von dem der Sprosse verschieden sei, auch dadurch, daß er hervorhebt: „Nie habe ich einen Übergang der Wurzelbildung in Sproßbildung bemerkt, auch nie eine Wurzel an der Spitze sich wieder erheben und grün werden sehen." Hätte er einen solchen Übergang beobachtet, so würde er jedenfalls Wurzeln und Sprosse nicht so weit voneinander getrennt haben. In einer Anmerkung führt er an: „Die an der Spitze in grüne, kurzgliedrige Anschwellungen übergehenden Wurzeln, welche C. Müller in Botan. Zeitung 1848, Bd. III, Fig. 10 abbildet, sind mir ganz unerklärlich." Indes handelt es sich dabei zweifellos um „Zweigvorkeime", die aus Wurzeln hervorgegangen sind.

Denn später ist die Umbildung von Wurzeln in Vorkeime wiederholt beobachtet worden, und sie läßt sich auch künstlich herbeiführen. Die Bedingungen dafür sind im einzelnen noch nicht hinreichend festgestellt. Für die hier zunächst verfolgten Zwecke aber genügt die Tatsache selbst, für die folgende Belege angeführt seien.

---

verzweigung, welcher in Fig. 4, *4* abgebildet ist. An einem sehr reduzierten Blättchen entspringt hier ein Seitenblättchen ohne Knoten. Nimmt man an, die Knotenbildung trete auf wie in Fig. 1, *3* und die Knotenzelle wachse im ganzen zu einem Blättchen aus, so könnte man das Schema der Knotenbildung auch hier retten. Will man das nicht, so läge ein Beispiel für Verzweigung ohne Knotenbildung vor, was sonst bei Charen nicht vorkommt, von einigen Nitellen abgesehen.

Zuerst hat wohl Nordstedt[1]) den Übergang einer Wurzel in einen Vorkeim beobachtet. Er sagt: „Hos Lychnothamnus Wallrothii Rupr. påträffades en gång ett proembryo, hos hvilket internodiet mellan den primära och secundära rotleden var afdeladt medelst en sned led, sådan som den förekommer på rötterna; från denna led utgingo rötter prå vanligt sätt och ställe. Ett likadant fall har jag sett hos Chara foetida på en proembryogren,. som utgick från den primäre rotleden“ (Fig. 10). Diese Abbildung zeigt eine, mit der bekannten Sohlenwand versehene Wurzel, die an der Spitze in einen Vorkeim übergeht.

Später haben Debski und Giesenhagen dasselbe beobachtet.

Debski[2]) sagt (a.a.O. pag. 607): „Die Zellen der Knoten wachsen zu neuen Rhizoiden, seltener auch zu Zweigvorkeimen aus, oder bleiben embryonal. Ich muß schließlich bemerken, daß bei Chara fragilis nicht nur die Zellen der Rhizoidknoten, sondern auch junge Rhizoidspitzen direkt zu Zweigvorkeimen auswachsen können und so neue Sprosse und Pflanzen zu liefern vermögen.“

Giesenhagen hat in der Sonderausgabe seiner (zunächst in Flora, Bd. LXXXII, LXXXIII und LXXXV) erschienenen Untersuchungen über Characeen[3]) in der Tafelerklärung zu Tafel II folgendes mitgeteilt: An einem isolierten Blatt von Nitella hatte sich aus dem Blattknoten ein Zweig entwickelt[4]). An dessen Basis waren mehrere Wurzelanlagen aufgetreten. „Der Adventivsproß wurde dann weggeschnitten. Nach einigen Tagen haben sich nun die jüngsten Wurzelanlagen an seiner Basis zu Zweigvorkeimen (Z) entwickelt, was in der Figur rechts dargestellt ist. Im Text hat dieses Experiment noch keine Erwähnung gefunden.“ Die Abbildung zeigt, daß an der Stelle, an der sonst Wurzeln entstehen, drei Zweigvorkeime sich gebildet haben.

Ein Auswachsen einer schon als Wurzel (z. B. durch die Wandstellung) deutlich erkennbaren Anlage fand dabei offenbar nicht statt. Es geht aber aus Nordstedt's oben angeführter Beobachtung hervor, daß auch dann noch die Umbildung möglich ist.

Die wichtigste der Bedingungen für das Auswachsen einer Wurzel in einen Sproß dürfte die Beseitigung oder Inaktivierung aller Sproß-

---

1) O. Nordstedt, Några iakttagelser ofver Characeernas groning. Lunds Univ. Årsskrift, Tom III, pag. 9 des S. A.

2) Debski, Weitere Beobachtungen an Chara fragilis Desv. Jahrb. für wissenschaftl. Botanik, Bd. XXXII (1895).

3) Marburg 1902.

4) Dieser war, ebenso wie in den von A. Braun beobachteten Fällen, meiner Ansicht nach aus einer Eiknospe hervorgegangen (vgl. den Abschnitt III).

vegetationspunkte sein. Ferner ist anzunehmen, daß diese Umwandlung um so leichter vor sich geht, je jünger die Wurzel ist. Ob dabei noch andere Faktoren (Licht, eventuell auch Zufuhr organischer Substanzen) in Betracht kommen, bleibt näher zu untersuchen.

Mir scheint es nach den obigen Ausführungen sicher gestellt, daß die Wurzeln der Charen keine „Wurzelhaare" sind, sondern daß sie dieselbe Gliederung wie die oberirdischen Organe aufweisen. Sie verhalten sich also ebenso wie z. B. die Floridee Bostrychia[1]), die Chlorophycee Oedicladium, die Moosvorkeime und auch die Pteridophyten und Samenpflanzen, bei denen über die Homologie von Wurzel und Sproßachse doch kein Zweifel sein kann.

Auf den Zusammenhang zwischen Plasmaströmung und Wurzelbildung wird anderweitig einzugehen sein. Dagegen ist hier auf die Bedeutung der Rhizoiden im Gesamthaushalt der Charen noch hinzuweisen.

Daß sie ebensowenig wie die Wurzeln der im Wasser lebenden Samenpflanzen[2]) nur Haftorgane sind, geht namentlich aus den Untersuchungen von W. Bierberg[3]) hervor. Dieser beobachtete, daß für Methylenblau die Hautschichten nur bei ganz jungen Chara- oder Nitella-Internodialzellen durchlässig sind, während ausgebildete lebenskräftige Internodialzellen diesen und andere Farbstoffe nicht (oder nur schwer) aufnehmen. Ebensowenig ist dies mit Kalisalpeter, Lithiumkarbonat und Thalliumsulfat der Fall. Die Rhizoiden dagegen nehmen nicht nur Methylenblau, sondern auch Kalisalpeter auf. Schon 80—100 Minuten, nachdem dieser den Wurzeln dargeboten wurde, läßt sich eine Speicherung von Salpeter in der ganzen Pflanze nachweisen. Bei Pflanzen, bei denen die Plasmaströmung durch Äther sistiert wurde, war das dagegen nicht der Fall. Bierberg folgert aus seinen Versuchen (a. a. O. pag. 61): „Daß die Charen nach Beraubung ihres Rhizoidensystems nur sehr schwer imstande sind, Nahrungsstoffe aufzunehmen" . . . daß aber die Protoplasmarotation für den Stofftransport von wesentlicher Bedeutung ist[4]).

Es ist das auch für die unten anzuführenden Vergrünungsversuche von Bedeutung, weil bei diesen die normale Rhizoidtätigkeit meist ganz wegfiel.

---

1) Goebel, Organographie, 2. Aufl., pag. 58, Fig. 49.

2) Auch Caulerpa gedeiht, wie Janse angibt, nur kümmerlich ohne Rhizoiden.

3) W. Bierberg, Die Bedeutung der Protoplasmarotation für den Stoffwechsel. Flora 1909, Bd. IXC, pag. 50.

4) Normal bewurzelte Charen wuchsen in meinen Kulturen sehr rasch. Das spricht jedenfalls dafür, daß ein rascher Stofftransport stattfindet.

Fig. 2.

B. Vom Vorkeim der Charen wissen wir jetzt durch die Untersuchungen de Bary's, daß er normal einen Wurzelknoten (*wk* Fig. 2) und einen Sproßknoten (*sk* Fig. 2) besitzt, also wenigstens in seinem unteren Teile deutlich dieselbe Gliederung wie die Langtriebe und Kurztriebe aufweist.

Es ist aber lehrreich zu sehen, wie die Sucht, die Verhältnisse der Charen nach Analogie anderer Pflanzen zu deuten, zu einem großen Mißverständnis geführt hat.

Pringsheim, der zuerst die Vorkeime der Charen als solche erkannte, war von dem Wunsche, diese mit dem Protonema der Moose auf eine Stufe zu stellen, so erfüllt, daß er meinte[1]): „die Existenz blattloser Vorgebilde, aus welchen die Zweige hervorsprossen, unterstützt die aus der Bildungsgeschichte der Teile entlehnte Auffassung der Charenzweige als beblätterter Sprosse und stellt die nahe Verwandtschaft der Charen mit den Moosen in das hellste Licht." — Wir wissen jetzt, daß solche „Vorkeime" weit verbreitet sind, z. B. bei vielen Florideen, und daß sie nichts anderes darstellen als (oft besonderen Bedingungen angepaßte) Jugendstadien, ohne daß man daraus auf eine Verwandtschaft mit den Moosen schließen könnte.

Dieser zuliebe aber sollten die Charenvorkeime nur wenig von den konfervenartigen Moosvorkeimen verschieden sein. Pringsheim betont ausdrücklich (a. a. O. p. 275), daß der Vorkeim eine von der Beschaffenheit des Charenstengels abweichende Natur habe. Das will Pringsheim daraus schließen, daß an Stelle der Wurzelknoten des Vorkeims der Charen öfters eine einzige gliederartig verlängerte Zelle stehen könne — ein Schluß, der ebensowenig zutrifft, als Pringsheim's künstliche Konstruktion der Entstehung des Seitensprosses am Vorkeim. Er meint, daß die Vorkeime durch die Knotenbildung zwar dem Bau der beblätterten Zweige „äußerlich näher" seien, aber es trete nie ein Übergang eines Vorkeims in einen beblätterten Zweig ein und es sei die morphologische Abgrenzung der blattlosen Vorkeime und der beblätterten Sprosse bei den Charen ebenso scharf ausgeprägt, als bei den Vorkeimen und Zweigen der Moose" — was durchaus nicht der Fall ist! Es sind ja auch die Vorkeime gar nicht blattlos, sie haben einen, naturgemäß nur rudimentär ausgebildeten Blattwirtel an ihrem

Fig. 2. Keimung von Chara nach de Bary und Pringsheim aus Oltmanns. Man sieht in *3, 4, 5, 6* die dorsiventrale Beschaffenheit des Sproßknotens. An der Vorkeimspitze *vko* unterbleibt die Gliederung in Knoten und Internodien. *sk*, *i* und *wk* in Fig. 2 gehen aus der Teilung einer Zelle hervor.

1) Über die Vorkeime der Charen. Ges. Abhandl., Bd. II, pag. 249.

Blattknoten (Fig. 2, *6*), in ihrem begrenzten Wachstum aber stimmen sie ganz mit den „Blättern" der Sprosse überein, die ihrerseits, wie schon betont, in ihrem ganzen Aufbau dem der Sprosse sich anschließen und in Wirklichkeit Kurztriebe sind. Ein solcher Kurztrieb ist auch der Vorkeim[1]). Daß er nicht durchgehends die Gliederung in Knoten und Internodien zeigt, spricht durchaus nicht dagegen. Denn nicht nur ermangeln ja die Primärblätter, die an ihm entstehen, einer solchen Gliederung ganz — auch im späteren Lebensalter lassen sich, wie später zu zeigen sein wird, Kurztriebe bei Chara hervorrufen, die keinerlei Gliederung aufweisen.

Daß bei den Vorkeimen auch Besonderheiten auftreten, die bei den sonstigen Kurztrieben nicht wiederkehren, ist insofern nicht zu verwundern, als sie schon durch ihre Verbindung mit den großen, reservestoffreichen Sporen unter besonderen Bedingungen sich entwickeln.

Fig. 3. Abnorme Teilung im Vorkeim von Chara: die beiden sonst annähernd parallelen Teilungswände, welche die Knoten abgliedern, schneiden sich

Die oft tonnenförmig angeschwollene Zelle, welche die zwei Knoten *sk* und *wk* Fig. 2, *3* liefert, entspricht nicht einem Segment der Scheitelzelle, sondern wird an der untersten Vorkeimzelle abgegliedert[2]), wie sonst eine Knotenzelle. Eine rein formale Betrachtung könnte sie also einer solchen gleichstellen und annehmen, sie liefere später zwei sekundäre Knoten (*sk* und *vk*), die durch eine Zwischenzelle (*i*) getrennt seien: $sk + i + wk$ gehörten also eigentlich zu Einem Knoten zusammen. Abnorme Fälle, wie den in Fig. 3 abgebildeten, könnte man dafür ins Feld führen.

Indes erscheint eine solche Auffassung, welche das allgemeine Schema zu retten sucht, doch als eine gekünstelte. Denn auch das allgemeine Schema ist, wie wir noch sehen werden, kein starres, sondern ein abänderbares. Und es ist das ja nicht die einzige Abänderung am Vorkeim. Auch der Seitensproß (*vp* Fig. 2) entsteht nicht wie die Seitensprosse des Folgestadiums in der Achsel, sondern an der Stelle

1) Oltmanns (Morphologie und Biologie der Algen, Bd. I, pag. 346) meint, in den Vorkeimen sei zweifellos eine Ähnlichkeit zwischen Moosen und Charen gegeben, die aber keine Verwandtschaft begründen könne. Mir scheint auch die Ähnlichkeit eine außerordentlich geringe zu sein, denn der Vorkeim eines Laubmooses ist von Moosstämmchen viel mehr verschieden als der der Charen vom Charasproß.

2) Vgl. Giesenhagen, a. a. O.

eines Blattes. Solche Änderungen im Ort eines Organes lassen sich bei den Charen auch künstlich hervorrufen, z. B. an der Stelle eines Hüllschlauches der Eiknospe eine weitere Eiknospe, an Stelle einer Eiknospe ein Antheridium.

Was die erste Entstehung des Vorkeimes anbetrifft, so ist diese bekanntlich die, daß die keimende Spore sich teilt in eine große untere und eine kleine obere Zelle, welch letztere durch eine Längswand in zwei Zellen zerfällt (Fig. 2, *1*). Die eine davon liefert den Vorkeim, die andere die erste Wurzel. Diese kleinere Zelle ist, wie wohl allgemein angenommen wird, nichts anderes als ein in seinem Aufbau wesentlich vereinfachter Knoten. Der Vorkeim entspringt also eigentlich seitlich an der ersten Achse, wir haben zwei, nicht eine „Erstarkungsgenerationen".

1 2. 3. 4.

Fig. 4. Chara foetida. *1* Querschnitt durch einen Sproßknoten mit Blattanlagen (schematisch). Plusseite nach unten gekehrt. *2* Seitenansicht eines Rhizoidstückes mit seitlichen Wurzelknoten, dessen untere Zellen zuerst zu Rhizoiden auswachsen. *3* Wurzelknoten nach oben gekehrt. *4* Reduziertes Blättchen, welches, obwohl es keine Knoten besitzt, eine seitliche Aussprossung aufweist.

Die basale Zelle des Vorkeims verlängert sich bei Lichtmangel stark und kann so die Spitze mit dem Seitensproß an das Licht bringen. —

Damit dürfte der Satz: a) daß alle vegetativen Organe von Chara eine Gliederung in Knoten und Internodien zeigen, erwiesen sein.

b) dorsiventrale Beschaffenheit der Knoten. Am deutlichsten tritt diese an den Vorkeimen hervor — schon in der ersten Anlage des Sproßknotens. Denn die Wand, welche diesen abschneidet, verläuft nicht quer, sondern schief — manchmal, wie oben erwähnt, so sehr, daß sie sich nur einseitig der Außenwand ansetzt (Fig. 2, *3—6*).

Damit ist von vornherein eine Plus- und eine Minusseite gegeben. Die Plusseite ist die, welche allein Blättchen und den Hauptsproß hervorbringt. — Die Minusseite ist wenigstens normal ganz ohne seitliche Aussprossungen.

Ebenso deutlich ist die Dorsiventralität der Wurzelknoten. Stets ist es der der Wurzelspitze zugekehrte Teil des Knotens, welcher die ersten seitlichen Wurzeln aufweist (Fig. 4, *2*, *3*).

An den Blattknoten liegt die Plusseite der Sproßachse zu; diese bildet ja meist allein Seitenblättchen und auch die Gametangien treten bei Chara nur hier auf (Fig. 4, *1*).

Auch die Sproßknoten zeigen eine Plus- und eine Minusseite.

Zunächst teilt sich die Knotenzelle durch eine mediane Längswand, welche von der Plus- zur Minusseite verläuft. Die weiteren Teilungen beginnen auf einer Seite, der Plusseite, und gehen dann meist (aber nicht immer) abwechselnd rechts und links vor sich. Mit anderen Worten: der Knotenquerschnitt erscheint dorsiventral, er hat zwei einander gegenüberliegende Seiten, die sich verschieden verhalten. Das wird auch bestätigt durch die Plasmaströmung. Die Plusseite ist stets die, auf welcher der aufsteigende, die Minusseite die, auf welcher der absteigende Strom sich befindet[1]).

An den Sproßknoten spricht sich die Dorsiventralität nicht nur in der Entwicklungsfolge, sondern zuweilen (namentlich bei schwächeren Sprossen) auch in der Größe der Seitenorgane, aber auch darin aus, daß auf der Minusseite, also der des absteigenden Saftstroms, die Wurzelbildung bevorzugt ist.

Strasburger hat die Frage zu entscheiden versucht, ob die Wurzelbildung kausal durch den absteigenden Saftstrom bedingt werde, und meint, „daß der Zusammenhang der Plasmaströmung mit der Organbildung, wie A. Braun ihn festgestellt hatte, an manche Erscheinungen der Polarität bei höher organisierten Gewächsen erinnere, die K. Goebel auch mit der gewohnheitsmäßigen Richtung des Nahrungsstromes in Verbindung bringen möchte“. Er fand, daß die Rhizoidbildung stets an derjenigen Seite eines Knotens gefördert ist, die der Seite des absteigenden Stromes in dem darüber befindlichen Internodium entsprach. „Freilich blieb diese Flanke in der Rhizoidbildung bevorzugt auch an Knoten, die zuvor isoliert worden waren. Denn die Rhizoiden entsprangen auch dann derjenigen Knotenseite, die den beiden ältesten Kurztrieben (Blättern) und den aus ihren Achseln entwickelten Trieben gegenüber lag. Der polare Gegensatz mußte solchen Knoten somit zuvor schon induziert worden sein. Nicht anders verhielten sich solche Knoten, über und unter welchen wir den Plasmastrom abgebunden hatten, während andere, von welchen wir nur den

1) A. Braun, a. a. O. pag. 13.

oberen, nicht den unteren Strom abstauten, in die Rhizoidbildung nicht eintraten (die Abbindung erfolgt mit einem Seidenfaden)."

Eine vergleichende Betrachtung der Knotenbildung zeigt tatsächlich, daß sie von vornherein dorsiventral induziert sind, also es nicht erst durch die Plasmaströmung werden. Das ergibt sich, wie wir sahen, bei den Sproßknoten der Vorkeime daraus, daß die Plusseite höher ist als die Minusseite (die dort ganz ausfallen kann) und dasselbe dürfte, nur in minder auffallendem Maße, auch für die Sproß- und Blattknoten gelten. — Der Zellinhalt der Knotenzellen ist zunächst quantitativ auf der Plusseite ein anderer als auf der Minusseite. Ob dem auch qualitative Unterschiede entsprechen, ist ohne eingehende Untersuchung nicht zu sagen.

Wir sehen also, daß die Versuche Strasburger's negativ ausfallen mußten, weil sie an Pflanzen vorgenommen wurden, bei denen nicht nur die Symmetrieverhältnisse sehr frühzeitig schon festgelegt, sondern auch die Zellen „stabil induziert", nicht etwa „äquipotent" sind. Andere Pflanzen verhalten sich anders. Wenn z. B. an Pflanzen von Streptocarpus Holstii alle Vegetationspunkte entfernt werden[1]), so bilden sich an der Basis der Blätter Adventivsprosse aus, ohne daß die Blätter von der Pflanze getrennt werden und ohne daß besondere „Initialen" für Sproßbildung hier vorhanden wären. Entferne ich diese Adventivsprosse oder verhindere deren Entwicklung, so bilden sich andere weiter oben am Blatte. Solche Erscheinungen, bei denen also Zellen zu einer Änderung ihrer „normalen" Ausbildung veranlaßt werden können, waren es, die zu der von Strasburger erwähnten Anschauung des Verf.'s führten. Wenn bei Chara z. B. die Internodialzellen regenerationsfähig wären, so würden sie darnach Wurzeln auf der Seite des absteigenden, Sprosse auf der des aufsteigenden Stromes bilden. Die Strömungsrichtung kann aber auf die Ausbildung der Knotensymmetrie nicht einwirken, weil diese von vornherein gegeben ist.

c) Wenn trotz des Aufbaues aus lauter dorsiventral gestalteten Knoten der Gesamtaufbau der Chara-Langtriebe ein radiärer ist, so ruht das darauf, daß die Characeen eines der auffallendsten Beispiele spirotrophen[2]) Wachstums darstellen: d. h. die Plusseiten der aufeinanderfolgenden Knoten lassen sich durch eine die Längsachse umkreisende Schraubenlinie miteinander verbinden. Es sieht der ganze Sproß so aus, als ob man ihn gedreht hätte.

1) Goebel, Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen (1908), pag. 156.

2) Vgl. Goebel, Organographie, 2, Aufl., pag. 196 ff.

Das ist in der schematischen Abbildung Fig. 5 dargestellt. Die „Drehung“ läßt sich in verschiedenem Sinne auffassen, als eine im ganzen Sproß von vornherein schon durch die Beschaffenheit des Protoplasmas bzw. Zellkerns bedingte oder als eine nachträglich erfolgte, sozusagen ruckweise vor sich gehende. A. Braun war der Ansicht, daß bei den Charen eine doppelte Drehung stattfinde: erstens drehe sich der Stengel während seines Längenwachstums allmählich links, zweitens finde in jedem Knoten eine Drehung der ersten Wand (Halbierungswand) gegenüber der im vorhergehenden (und im nachfolgenden) um die Hälfte der Divergenz der Blätter statt. Das ist gewiß zutreffend. Aber es kann nicht zweifelhaft sein, daß beide Erscheinungen nur der Ausdruck der gesamten Spirotrophie des Sprosses sind, die in den jugendlichen Zellen zwar äußerlich nicht auffallend hervortritt, aber in der Struktur des Plasmas schon gegeben ist. Es sei auf das Schema Fig. 5 verwiesen, das auch zeigt, daß durch die Spirotrophie ein Alternieren der Blattquirle (vorausgesetzt, daß diese unter sich gleichzählig sind) erfolgt.

Fig. 5. Schematischer Querschnitt durch die Sproßknospe eines Chara mit achtzähligen Blattwirteln. Die Plusseite ist angedeutet durch den Achselsproß (in Gestalt eines Kreises), welcher in der Achsel des ersten Blattes, also auf der jeweiligen Plusseite entspringt. Man sieht ohne weiteres, daß die Plusseiten in den aufeinanderfolgenden Knoten eine „Drehung“ erfahren.

Ist diese Auffassung richtig, so ist zu vermuten, daß

1. die Knotensegmente auch im Stamme der Charen ähnlich wie ein Vorkeim nicht Zylinder mit parallelen Querflächen darstellen, sondern daß die Plusseite von vornherein etwas höher ist als die Minusseite. So ist es auch bei manchen Algen (vgl. z. B. Fig. 182 in Goebel, Organographie, 2. Aufl., pag. 196);
2. daß wie bei den letztgenannten Pflanzen die Plusseite von vornherein die angegebene „Verschiebung“ zeigt.

Das Letztere ist, wie sich aus dem oben Mitgeteilten ergibt, unzweifelhaft. Ob die erste Vermutung zutrifft, wurde nicht eingehend untersucht, das, was ich gelegentlich beobachten konnte spricht dafür.

Daß die Characeen nicht die einzigen spirotrophen Pflanzen sind, braucht kaum bemerkt zu werden. Ein Beispiel aus der Gruppe der Florideen wurde schon angeführt. Von höheren Pflanzen seien genannt die Caryophylleen[1]). Auch diese haben an jedem Knoten eine Plus- und eine Minusseite. Die Knoten sind also dorsiventral. Die Plusseite eines Knotens aber ist gegenüber der des nächstunteren und des nächstoberen um 90° „gedreht", so daß die sämtlichen Plusseiten der Knoten (ebenso wie die Minusseiten) durch eine den Stengel umkreisende Schraubenlinie miteinander verbunden werden können.

Das Diagramm von Chara (Fig. 5) zeigt, daß bei dieser im wesentlichen ein ganz ähnliches Verhalten vorliegt[2]), auch sie ist spirotroph. Daß die „Interferenzstreifen" der einzelnen Internodien nicht aufeinandertreffen, sondern um die Hälfte der Blattdivergenz (in Fig. 5 also um $^1/_{16}$) voneinander abweichen, ist kein Grund gegen diese Auffassung. Es ist offenbar durch die Quersegmentierung der Sproßachse bedingt, daß die spirotrophe Ausbildung nicht ganz gleichmäßig, sondern sozusagen ruckweise erfolgt. Sie ist der Anlage nach, zufolge der hier vertretenen Auffassung, schon in der Scheitelzelle vorhanden erfolgt aber in deutlich sichtbar werdender Weise erst in den Segmenten. Da diese sich in bestimmten Zeitintervallen bilden, können auch die Interferenzstreifen nicht stetig ineinander übergehen.

Symmetrieverhältnisse der „Blätter".

In den Kurztrieben der Charen tritt eine Hemmung der spirotrophen Ausbildung ein. Sie sind also einfach dorsiventral. Demgemäß alternieren auch die an ihren Knoten stehenden Seitenblättchen nicht miteinander, wenn sie auch nicht genau untereinander stehen, wie gewöhnlich angegeben wird. Die Interferenzstreifen zeigen (wenn sie deutlich wahrnehmbar sind) demgemäß auch meist einen annähernd geraden Verlauf und stehen seitlich. Sie trennen eine abaxiale und eine adaxiale Seite. Die letztere ist die geförderte. Auf ihr allein sind die Seitenblättchen gewöhnlich entwickelt, hier befinden sich bei Chara auch die Gametangien. Schon die auch bei den „Blättern", wenngleich in geringerem Maße als bei den Sprossen, öfters wahrnehmbare Drehung der Internodien deutet aber darauf hin, daß ihr Unterschied von den spirotrophen Sproßachsen nur ein gradueller ist.

Die Stromrichtung ist in allen Gliedern dieselbe. Der aufsteigende Strom befindet sich auf der abaxialen, der absteigende auf der adaxialen

1) Vgl. Goebel, Organographie der Pflanzen, 2. Aufl., pag. 200, Fig. 185 B.
2) Nur bilden sich die Seitensprosse hier nur auf der Plusseite.

Seite. Wenn wir die oben dargelegte Ansicht betreffs der spirotrophen Ausbildung des Hauptsprosses annehmen, so sehen wir, daß er auch in der Einheitlichkeit der Stromrichtung mit den Blättern übereinstimmt, und daß das nur durch die „Drehung“ verdeckt wird.

Daß in den Blättern das Verhältnis der Stromrichtung zu Plus- und Minusseite ein anderes ist als im Sproß, dürfte damit zusammenhängen, daß im Blatt die Assimilate vorzugsweise nach abwärts, nach der Sproßachse hin geschafft werden, im Sproß vorzugsweise nach aufwärts, zu den wachsenden Teilen hin. Ist diese Annahme richtig, so liegt die Plusseite in beiden Fällen in der Zuströmungsrichtung der Assimilate.

Wurzeln. Es ist nicht leicht, einigermaßen unverletzte und unverbogene resp. nicht künstlich gedrehte Wurzeln aus dem Schlamm herauszubekommen. Die Frage ist vor allem, ob die gebogenen Querwände alle unter sich gleichsinnig verlaufen oder nicht. Davon hängt auch die Anordnung der Knoten ab. Diese stehen — mit sehr seltener Ausnahme — an der apikalen Seite jeder gestreckten Zelle. Wenn die Wände alle einander gleichsinnig auslaufen, müßten also die Knotenzellen alle auf einer Seite liegen.

So war es auch in der Mehrzahl der untersuchten Fälle. Die gebogenen Wände waren annähernd untereinander gleich gerichtet, die Knotenbildung erfolgte also immer auf der oberen (abaxialen) Seite der Wurzeln. Doch kommen auch hier gelegentlich Abweichungen vor, sowohl in der Richtung der Wände (von denen ich annehmen möchte, daß sie eine schwach spirotrophe ist), als darin, daß in einem Falle die Knotenanlegung nicht im vorderen, sondern im hinteren Ende der Segmentzelle stattfand.

III. Experimentell-Morphologisches.

Vegetationsorgane.

Die Characeen sind für experimentell-morphologische Untersuchungen schon deshalb besonders geeignet, da sie meist leicht zu kultivieren sind. Sie sind auch schon wiederholt in dieser Richtung benutzt worden. Zuerst von Pringsheim, welcher zeigte, daß an isolierten Knoten „Zweigvorkeime“ und nacktfüßige Zweige (aus den Knoteninitialen) enstehen. Wir wissen jetzt, daß das bedingt ist durch die Entfernung oder Hemmung aller Sproßvegetationspunkte. Dieser Nachweis wurde von J. Richter[1]) geführt. Er stellte u. a. fest, daß

1) J. Richter, Über Reaktionen der Characeen auf äußere Einflüsse. Flora, Bd. LXXVIII (1894), pag. 399 ff.

die Neubildung von Rhizoiden erfolgt, wenn die vorhandenen entfernt werden[1]), und daß die Rhizoidenbildung auch an intakten Sprossen durch partielle Verdunkelung hervorgerufen werden kann. Er konnte auch durch andere, als die schon von Pringsheim angewandten Methoden (Kultur isolierter Knoten) nacktfüßige Zweige und Zweigvorkeime erhalten (so durch Entfernung sämtlicher Sproßvegetationspunkte oder deren Hemmung). Die Bedingungen für das Auftreten dieser Ersatzgebilde sind also vor allem durch die Entfernung oder Inaktivierung der normalen Vegetationspunkte gegeben, ähnlich etwa wie bei einem Bryophyllum. Dagegen gelang es Richter nicht, zu ermitteln, weshalb bei den nacktfüßigen Zweigen die Berindung ganz oder teilweise wegfällt, er meint: „Ein Mangel an Nährstoffen dürfte kaum die Veranlassung dazu bilden" (a. a. O. pag. 415), ohne diese Ansicht näher zu begründen.

Seine morphologischen Angaben über die Vorkeime sind irrig. Offenbar hat er de Bary's Abhandlung über die Keimung der Charen nicht gekannt.

Regenerationsversuche ergaben, daß Seitenäste den verloren gegangenen oder künstlich gehemmten Hauptgipfel, ersetzen können. Isolierte Blätter, Internodien und Rhizoiden dagegen zeigten keine Weiterentwicklung. Das beweist natürlich noch nicht, daß es nicht möglich sei, z. B. junge Blattanlagen zu Sproßanlagen oder Vorkeimen umzubilden. Isolierte Teile befinden sich unter Verhältnissen, die für ihre Weiterentwicklung ungünstiger sind, als wenn sie noch mit den übrigen im Zusammenhang stehen. Auch wurde oben schon erwähnt, daß Wurzeln — wenn sie nicht zu alt sind — an der Spitze zu Vorkeimen werden können, wenn man alle Vegetationspunkte entfernt.

Es ist trotz früherer Angaben[2]) vielleicht nicht überflüssig darauf hinzuweisen, wie leicht man an Chara Reduktionserscheinungen hervorrufen kann. Seit Jahren benützt der Verf., an dessen Wohnort Nitella nicht leicht zu haben ist, diese Erfahrung, um Chara foetida oder Chara fragilis, die überall gemein sind, zu „nitellisieren". Derartige Pflanzen eignen sich dann besonders gut zur Vorführung der Plasmaströmung, wie zur Untersuchung der Gametangien (vgl. Fig. 6, *I*). Auch sind

1) Außer dieser Korrelation ist auch noch eine andere vorhanden. An umgekehrt aufgehängten Sprossen bilden sich Rhizoiden viel früher als an in normaler Lage befindlichen, was offenbar durch die Hemmung des Sproßwachstums im ersteren Falle bedingt ist.

2) Vgl. Giesenhagen, a. a. O.; Goebel, Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen (1908), pag. 207.

häufig an ihnen die Sproßspitzen mit ihren Scheitelzellen ohne weiteres der Untersuchung zugänglich. Zu ersterem Zwecke braucht man nur abgeschnittene Charasproßspitzen umgekehrt in den Schlamm zu stecken. In kurzer Zeit erhält man im Schlamm weiter gewachsene (etiolierte) Sproßspitzen mit Internodien ohne Berindung, an denen man die Plasmaströmung um so schöner sehen kann, als die Chlorophyllkörper, welche diese sonst etwas zu verdecken pflegen, nur als glänzende Punkte im Wandbelag angedeutet sind.

Wie früher gezeigt wurde, kann man durch ungünstige Ernährung bei Chara weitgreifende Vereinfachungen des Aufbaues herbeiführen. Diese machen sich zunächst an den Blättern, dann auch an der Sprossenachse geltend. Die Berindung unterbleibt ganz oder teilweise (mit allen Übergangsstufen). Dann kann bei den Blättern die Knotenbildung ganz oder teilweise unterdrückt werden (vgl. Exp. Morph. Fig. 107 pag. 208). Die Blätter sind dann also auf das Primärblattstadium zurückgebildet und selbstverständlich steril. Wo aber noch Knoten vorhanden sind, können selbst an sehr vereinfachten Blättern von Chara foetida noch normale Gametangien gebildet werden (Fig. 6, *I*), eine Erscheinung die erinnert z. B. an die, daß bei Nuphar unter bestimmten Umständen auch Pflanzen, die nur mit den stark reduzierten Wasserblättern versehen sind, zur Blüte gelangen können[1]. Dagegen ist es mir bis jetzt nicht gelungen, eine Sproßspitze in einen „Vorkeim“ umzubilden, obwohl dies eigentlich auch möglich sein müßte. Es wurde also wohl nur bis jetzt nicht der richtige Weg zur Erreichung dieses Zieles eingeschlagen. Jedenfalls tritt bei Betrachtung dieser Vereinfachungserscheinungen folgendes deutlich hervor:

Fig. 6. Chara foetida. *I* Nitellisiertes Blatt mit Gametangien (24fach vergr.). Die Internodien sind unberindet. *II* Normales Blatt (mit jüngeren Gametangien). Die Internodien sind berindet.

---

1) Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen, Bd. II, pag. 304.

1. Die Vereinfachung trifft zunächst die ohnedies „schwächeren" Glieder — also die Blätter — und ist bei diesen in der apikalen Region stärker als in der basalen;

2. die dabei auftretenden Erscheinungen stimmen vielfach überein mit solchen, die bei anderen Characeen normal auftreten. Das zeigt schon der Vergleich von Chara mit Nitella, außerdem aber auch der der vereinfachten Chara foetida mit anderen Chara-Arten.

2. Gametangien.

Die Gametangien der Characeen, die Antheridien und die Eiknospen[1]) sind bekanntlich durch eine ganze Anzahl merkwürdiger Eigenschaften ausgezeichnet.

Für uns kommt vor allem in Betracht, daß sie — obwohl sie an den dorsiventralen Blättern entspringen — doch radiäre Gebilde sind, was namentlich bei den Eiknospen eine Ähnlichkeit mit den Sprossen bedingt. Stimmen die beiderlei Gametangien nun auch in ihrer Symmetrie und, wie ich[2]) früher darzulegen versucht habe, in ihren ersten Entwicklungsstadien überein, so sind sie doch, namentlich bei Chara, voneinander unterschieden durch ihre Stellung. Diese Verschiedenheit hat Anlaß zu Erörterungen über die „morphologische Bedeutung" der Gametangien gegeben, die aus mehr als einem Grunde hier anzuführen sind.

Fig. 7 (nach Sachs). Chara fragilis nach Sachs. *A* Blattstück mit Antheridium (*a*) und Eiknospe *S* in erwachsenem Zustand. *B* Längsschnitt durch ein junges Antheridium (*a*) und Eiknospe *Sk*.

1) Im folgenden bezeichne ich im Anschluß an andere Autoren das mit Hüllschläuche umgebene Oogonium als Eiknospe, als Oogonium nur die zentrale Zelle der letzteren.

2) Goebel, Homologie in der Entwicklung männlicher und weiblicher Geschlechtsorgane. Flora, Bd. XCVIII (1902), pag. 279.

Erinnern wir uns zunächst des Verhaltens von Chara (Fig. 7). Bekanntlich stehen hier die Antheridien an Stelle eines Blättchens auf der adaxialen Seite der Kurztriebe (Blätter). In der Achsel eines Antheridiums entspringt normal eine Eiknospe.

A. Braun sagt[1]): „Ich finde in dieser axillären Stellung des weiblichen Fruktifikationsorgans einen der hauptsächlichsten Anhaltspunkte, welche mich bestimmen, dasselbe für mehr als einen bloßen Teil des Blattes selbst, nämlich für ein Gebilde vom morphologischen Rang eines Sprosses zu halten und in dieser Beziehung eine Analogie des Sporenknöspchens der Characeen mit dem Eiknöspchen (Ovulum, Gemmula) der Phanerogamen zu erblicken" . . . Er gibt aber zu, daß auch „für die entgegenstehende Auffassung des Sporenknöspchens", nach welcher es „als bloßer Teil, als untergeordneter Strahl des Blattes betrachtet würde, mannigfache Anhaltspunkte vorhanden sind". So namentlich sein Ursprung bei Nitella und der Umstand, daß die Knotenzelle, aus der die Hüllschläuche entspringen, sich nicht wie bei den Stengelquirlen teilt, sondern einfach bleibt, wie es bei der Bildung der Foliolarquirle am Blatt der Fall ist.

Die abnormen Bildungen unterstützen nach ihm teils die eine, teils die andere Ansicht. Bei N. syncarpa beobachtete er Sporenknöspchen, bei denen die Hüllschläuche sich nicht dem Oogonium angelegt hatten, sondern frei als Quirl entwickelt waren, während die mittlere Zelle wie ein Endglied eines Nitellablattes ausgebildet war. Hier hatte sich das aufgelöste Sporenknöspchen in einer, völlig der Blattnatur entsprechenden Weise abgeschlossen. „Andererseits sah ich aber auch mehrmals (namentlich bei N. flabellata) gewöhnliche vegetative Sprosse mit völlig normaler Bildung des Stengels und der Blattquirle zwischen den Seitenstrahlen des Blattes, also an der Stelle, wo sonst die Sporenknöspchen sich befinden, erscheinen; doch fehlen bis jetzt Mittelstufen, durch welche die Möglichkeit der wirklichen Umbildung des Sporenknöspchens in solche vegetative Sprosse bestimmt nachgewiesen werden könnte." Es ist klar, daß A. Braun einer solchen Umbildung deshalb zweifelnd gegenüberstand, weil er, ebenso wie die ferner anzuführenden Autoren, selbst bei den Charen eine scharfe Scheidung der Organkategorien „Sproß" und „Blatt" annahm. Ist eine solche nicht vorhanden, so ist auch nicht zu verwundern, wenn eine Eiknospe sowohl in ein „Blatt" als in einen „Sproß" umgebildet werden kann. Dieser Schluß wurde aber erst viel später gezogen. Zunächst

1) A. Braun, a. a. O. (1853) pag. 69.

bewirkte die Erinnerung an die Samenpflanzen, die sich ja auch in der Benennung „Sproß“ und „Blatt“ ausspricht, daß man sich auch bei den Characeen bemühte, diese beiden Organe voneinander scharf zu sondern und lieber die Homologie von Antheridien und Eiknospen preisgab.

So erklärte — wohl unter dem Einfluß von A. Braun — Sachs[1]) in der letzten Auflage seines Lehrbuches von der Eiknospe: „das Ganze muß als ein metamorphosierter Sproß betrachtet werden. Die Stielzelle entspricht dem untersten Internodium eines solchen, sie trägt eine kurze Knotenzelle, aus welcher die Hüllschläuche als Blattquirl entspringen.“

Čelakovsky[2]) dagegen ist der Meinung, daß die Eiknospen (ebenso wie die Antheridien) nichts anderes sind als umgebildete Blattteile. Es sei aber noch ein Experiment übrig, „welches zwar bisher der Botaniker selbst nicht einleiten kann, welches aber die Natur selbst bisweilen so gütig ist uns vorzudemonstrieren, womit sie, menschlich gesprochen, ihre eigentliche Absicht und Meinung ausspricht“. Das Experiment wäre künstlich zu machen, wenn man wüßte, wie das betreffende Organ aus seiner der physiologischen Aufgabe entsprechenden Metamorphose in seine (phylogenetisch) ursprüngliche Form zurückzubilden wäre. „Gelänge es, das Oogonium in einen vegetativen Sproß zu überführen, so besäße es ganz gewiß Sproßnatur, würde es dagegen in ein Blättchen sich zurückbilden lassen, so wäre das ein zweifelloser Beweis seiner Blattnatur“[3]). Das sei durch die von A. Braun beobachtete Umbildung vollständig bewiesen.

Der Verf. hat, als er in seiner „Vergleichenden Entwicklungsgeschichte“[4]) zum ersten Male allgemein die Homologie von männlichen und weiblichen Sexualorganen darzutun suchte — ein Versuch, der ganz unbeachtet blieb —, auch die Homologie der Antheridien und Eiknospen der Characeen betont. Beide können als blattbürtig angesehen werden, beanspruchen aber bei den einzelnen Arten verschiedene Teile des Blattes zu ihrer Bildung. Im Gegensatz zu Čelakovsky aber hob

---

1) J. Sachs, Lehrbuch der Botanik 1874, pag. 300; vgl. damit Goebel, Grundzüge der Systematik usw. (1882), pag. 64. „Das ganze kann man sich als einen metamorphosierten Sproß vorstellen, ohne daß damit gesagt sein soll, daß die Eiknospe wirklich durch Umbildung eines Sprosses entstanden ist.“

2) L. Čelakovsky, Über die morphologische Bedeutung der sogenannten Sporensprößchen der Characeen. Flora, 1876.

3) Sperrung von mir. G.

4) In Schenk, Handbuch der Botanik, Bd. II. Breslau 1884, pag. 419.

er schließlich hervor: „Bei der großen Übereinstimmung von „Blatt„ und Stamm bei den Charen ist auch direkte Umbildung einer Eiknospenanlage in einen Sproß durchaus nicht undenkbar.“

Daß er damit Recht hatte und daß das Dogma von scharf und unabänderlich voneinander geschiedenen Organkategorien auch für die Characeen nicht gilt, hat sich, freilich erst recht spät, gezeigt. Denn trotz Čelakovsky's Hinweis auf das Experiment, das ‚bisher dem Botaniker nicht gelungen‘ sei, scheint das Problem einer künstlichen Vergrünung der Eiknospen (und der Antheridien) der Charen niemand gereizt zu haben.

Und die Beobachtungen über spontan auftretende Um- bzw. Mißbildungen haben für die in Rede stehende Frage zwar einige weitere Tatsachen aber keine neuen Aufschlüsse ergeben. Namentlich teilte A. Ernst[1]) in seiner interessanten Mitteilung über Pseudohermaphroditismus auch einige Beobachtungen über abnorme Umbildungen von Eiknospen bei Nitella mit. So die Ablösung der Hüllschläuche (deren Zahl statt 5 ausnahmsweise auch 6 und 7 betragen kann), blattähnliches Auswachsen der Oogoniumzelle (entsprechend dem schon von A. Braun beobachteten Falle), blattähnliche Stielzellen verkümmerter Eiknospen sowie das Auftreten eines dreizähligen blattähnlichen Gebildes an Stelle einer Eiknospe.

Man kann aber eine weit größere Zahl und noch viel weiter gehende Abnormitäten bei Chara künstlich hervorrufen. Ich möchte deshalb den vor 35 Jahren fallen gelassenen Faden wieder aufnehmen und zeigen, daß das von Čelakovsky als zunächst nicht ausführbar betrachtete Experiment in Wirklichkeit leicht zu machen ist.

Es handelte sich darum, Pflanzen von Chara unter Bedingungen zu bringen, welche der normalen Weiterentwicklung der Sexualorgane ungünstig sind, die vegetative Entwicklung aber nicht nur nicht verhindern, sondern begünstigen. Das wurde zu erreichen gesucht durch Verhinderung der Anhäufung von Assimilaten, wie sie für die Bildung von Sexualorganen notwendig ist. Daß dabei das Licht von großer Bedeutung sein werde, war nach anderweitigen Erfahrungen von vornherein wahrscheinlich und hat sich auch durchaus bestätigt.

Es war meine Absicht indes nicht auf die Ermittelung der Be-

1) A. Ernst, Über Pseudohermaphroditismus und andere Mißbildungen der Oogonien bei Nitella syncarpa (Thuill). Kützing. Flora, Bd. LXXXVIII (1901), pag. 9.

dingungen der Vergrünungen im einzelnen gerichtet, sondern auf die Feststellung der dabei eintretenden Gestaltungsverhältnisse.

Die Methode bestand einfach darin, daß von ihrem natürlichen Standorte hereingeholte Chara foetida im Zimmer teils frei, im Wasser schwimmend teils mit der Basis in Erde steckend bei geminderter Beleuchtung kultiviert wurde.

Es zeigte sich dabei, daß Chara eine auf die geänderten Lebensbedingungen sehr rasch mit Gestaltveränderungen antwortende Pflanze ist. Es gelang, nicht nur Vergrünungen verschiedener Art in beliebiger Zahl herbeizuführen, sondern auch Verschiebungen, derart, daß an Stelle von Oogonien Antheridien auftraten, ferner die Bildung der Sexualorgane vollständig zu unterdrücken.

Daß in erster Linie das Licht in Betracht kommt, läßt sich leicht zeigen. Wenn ich eine Kultur, die bisher am Fenster gestanden hatte und mit üppig entwickelten Antheridien und Oogonien versehen war, in den Hintergrund des Zimmers stellte, war in kurzer Zeit der hemmende Einfluß der verminderten Beleuchtung auf die Gametangienbildung sichtbar. Die Oogonienanlagen blieben stehen und wurden schließlich ganz unterdrückt. Die Antheridien zeigten sich, wie zu erwarten war, weniger empfindlich, wenn sie auch nicht mehr die normale Ausbildung erreichten. Es war leicht möglich, Blättchen zu erzielen, an denen — wenigstens an einzelnen Knoten — nur noch Antheridien saßen, also keine Spur mehr von den sonst nie fehlenden Eiknospen vorhanden war.

Es ist das ein weiteres Beispiel dafür, daß man bei einer Art eine abnorme Erscheinung hervorrufen kann, die bei anderen normal ist, denn es gibt auch eingeschlechtige Characeen.

Es trat also einerseits eine Hemmung in der Ausbildung der Gametangien, andererseits eine Vergrünung, d. h. eine vegetative Weiterentwicklung der Gametangien oder ihrer Träger ein, wobei es einstweilen dahingestellt bleiben mag, ob beide Erscheinungen durch dieselben oder durch verschiedene Einwirkungen bedingt werden.

Die beobachteten Vergrünungen waren so mannigfaltig, daß ich mich auf eine Schilderung der hauptsächlichsten Formen beschränken muß. Die Mannigfaltigkeit hängt jedenfalls damit zusammen, daß die Bedingungen, denen die Pflanzen ausgesetzt waren, nicht gleichmäßig waren. So schwankte natürlich die Lichtintensität, namentlich im Winter, erheblich. Auch die Temperatur war nicht konstant und die Ernährungsbedingungen waren — schon durch das Wachstum der Pflanzen selbst — innerhalb der Versuchsdauer ebenfalls keine gleichmäßigen.

I. Umbildung von Antheridien.

1. Vegetative Entwicklung der Tragzelle.

Das Chara-Antheridium sitzt im Gegensatz zu dem von Nitella — bei welcher das Antheridium am Ende eines Blättchens sich befindet — bekanntlich nur einer kurzen, äußerlich gar nicht hervortretenden (auch, soweit untersucht, nicht chlorophyllhaltigen) Tragzelle auf. In den Kulturen entwickelte sich diese in verschiedener Weise

Fig. 8. Chara foetida; Vergrünung des Antheridienstiels zu einem Blättchen. *I* Das Antheridium steht auf einem aus zwei Zellen bestehenden langen, nicht in Knoten und Internodien gegliederten Stiel. *II* Das Antheridium (Oktantenstadium) steht auf einem Blättchen mit zwei Knoten. *III* Ein rein vegetatives Blättchen an Stelle eines Antheridiums. *IV* Ähnliche Vergrünung wie bei *II*. *V* Das Blättchen an Stelle des Antheridiums hat einen aus vier Zellen bestehenden Knoten (wie der darunter gezeichnete optische Querschnitt zeigt), darüber eine stehengebliebene Eiknospe. *VI* Antheridienblättchen mit zwei Knoten und einer Eiknospenanlage, die jünger ist, als die in Fig. *VI* gezeichnete.

vegetativ, entweder zu einer oder zwei langgestreckten chlorophyllreichen Zellen (Fig. 8, *I*) oder zu einem in Knoten und Internodien gegliederten Kurztrieb (Fig. 8, *II*). Wir sehen also, daß eine bei Nitella normal auftretende Eigenschaft: die, das Antheridium am Ende eines vegetativ entwickelten Kurztriebes zu entwickeln, auch bei Chara latent vorhanden ist, und unter bestimmten Bedingungen wieder auftreten kann, wenn

auch die Antheridien selbst dabei eine Hemmung erfahren. Für gewöhnlich aber wird die vegetative Entwicklung so frühzeitig gehemmt, daß die allgemein anerkannte Tatsache, daß das Antheridium eigentlich an der Spitze eines Kurztriebes steht, nur durch die Stellungsverhältnisse und den Vergleich zu ermitteln ist.

Die Entwicklungsgeschichte dieser Vergrünungsbildungen konnte nicht verfolgt werden, weil sie zu wenig gleichmäßig auftraten. Das ist zu bedauern, weil der dabei stattfindende Vorgang aus dem fertigen Zustand nicht eindeutig zu erschließen ist.

Es ist nämlich offenbar zweierlei denkbar: Entweder es entstand zunächst ausnahmsweise ein Blättchen (Kurztrieb) und an dessen Spitze später eine in ihrer normalen Weiterentwicklung gehemmte Antheridienanlage. Oder es war das Antheridium sofort vorhanden, ist aber in seiner Entwicklung infolge des Vergrünungsantriebes stehen geblieben und die Bildung des Blättchens ist nachträglich erfolgt durch Teilung der Stielzelle des Antheridiums. Diese erfährt normal eine Hemmung in ihrer Entwicklung. Wenn diese Hemmung fortfällt, kann sie sich vegetativ entwickeln. Nach der ganzen Sachlage, vor allem nach dem Vergleich mit dem normalen Verhalten, ist die letztere Annahme die wahrscheinlichere, um so mehr, als alle Übergänge vorliegen von vergrößerten oder einmal quergeteilten Stielzellen (Fig. 9, *I*) zu einem in einen oder mehr Knoten und Internodien gegliederten Kurztrieb.

Ist das so — und die Folgerung erscheint kaum abweisbar — so ist hier eine Gliederung in Knoten und Internodien zustande gekommen, die nicht von einer Scheitelzelle ausging, also eine Abweichung von dem gewöhnlichen Verhalten, das bis jetzt als strengste Regel galt. Es ist das aber nicht die einzige, denn es wurden auch Fälle beobachtet, in denen die Regel, daß Knoten stets durch ein Internodium getrennt sind, außer acht gelassen wurde, indem zwei Knoten aufeinander folgten (Fig. 8, *III*), ebenso die des Auftretens einer Verzweigung ohne Knotenbildung (Fig. 4, *4* und Anm. auf pag. 351).

Im äußersten Falle wird die Entwicklung des Antheridiums ganz unterdrückt; an dessen Stelle steht dann ein vollständig steriles Blättchen (Fig. 8, *III*). Es ist aber von den anderen benachbarten stets noch — auch abgesehen von seiner Stellung — verschieden durch höhere Gliederung, besteht diese auch nur in einer oder wenigen Querteilungen. Das ist für unsere allgemeine Auffassung von erheblichem Interesse: höhere Gliederung setzt, wie wir sahen, das Vorhandensein anders gearteter Baumaterialien voraus als die einfachere Gestaltung. An den für Bildung der Sexualorgane bestimmten Stellen findet also offenbar eine

Anhäufung von Baumaterial statt, welche, wenn auch Antheridien und Eiknospen sich nicht mehr ausbilden können, doch an der Stelle des Antheridiums das Auftreten eines besser als sonst ausgerüsteten Blättchens ermöglicht. — Außerdem liegt auch hier wieder eine Ausbildung vor, welche mit der bei anderen — eingeschlechtigen — Charen normal übereinstimmt. Auch bei diesen findet sich an Stelle des Antheridiums ein normales Blättchen, „das man „Braktea" nennen kann"[1]. Weshalb man einen so überflüssigen Namen beibehalten soll (nur deshalb, weil bei diesen weiblichen Charen darüber eine Eiknospe steht), ist freilich nicht abzusehen. Die Hineintragung von Bezeichnungen, die höheren Pflanzen entnommen sind, in die Chara-Morphologie, wie „bractea", „stipulae" usw. ist ebenso mißlich wie das Bild der beiden umgedrehten Füße bei den Rhizoiden!

Noch sei erwähnt, daß die bisher mitgeteilten und die noch weiter zu erwähnenden Vergrünungen in überraschend kurzer Zeit auftraten — schon 10 Tage nachdem (Anfang März) Chara foetida aus einem Weiher (bei Ambach) geholt und in einem geheizten Zimmer aufgestellt worden war, zeigten sie sich.

2. Nicht als Vergrünung kann bezeichnet werden (mag aber an dieser Stelle erwähnt sein) das Auftreten von Antheridien in abnormer Stellung. In einer Kultur trat außerordentlich häufig an Stelle der Eiknospe ein Antheridium auf (Fig. 9). Nur ein weiterer Schritt in derselben Richtung ist es, wenn in zwei Fällen Antheridien an der Spitze von aus Oogonien hervorgegangenen Längstrieben beobachtet wurden.

Hier war also eine „Vermännlichung" eingetreten, die offenbar darauf beruht, daß die Bedingungen für das Auftreten der Eiknospen nicht ganz mit denen für das Auftreten der Antheridien übereinstimmen. Daß sie normal gleichzeitig und in unmittelbarer Nachbarschaft voneinander auftreten, beweist keineswegs das Gegenteil. Hier sind optimale Verhältnisse für beiderlei Gametangien gegeben. Die untere Grenze für das Auftreten der Eiknospen ist aber, wie schon aus dem früher Mitgeteilten hervorgeht, früher erreicht als die für das Entstehen der Antheridien. Diese können demgemäß entweder allein übrig bleiben oder auch in vermehrter Zahl auftreten, ohne daß sie sich dabei alle normal weiter entwickeln, denn auch die Bedingungen für die erste Anlegung und für die Weiterentwicklung sind verschieden.

Wenn an Stelle einer Eiknospe sich ein Antheridium entwickelt, ist es sehr häufig, daß an Stelle eines Hüllschlauches sich ein geglie-

1) Oltmanns, Algen, pag. 340.

dertes „Blättchen“ entwickelt. Es war dies in den beobachteten Fällen stets das nach außen gekehrte (Fig. 9, *II, III*). Dieses Blättchen ist, wenn es eine radiäre Ausbildung zeigt, von einem „Sproß“ äußerlich nicht wesentlich verschieden — wie sich die Knotenteilung verhält, wurde nicht untersucht. Derartige Fälle bilden den Übergang zu denen, in denen ein Antheridium, einen noch mehr sproßartig ausgebildeten Trieb[1]) abschloß. Da es sich dabei nicht um kräftig wachsende, sondern in ihrer Entwicklung gehemmte Triebe handelt, so liegt hier ein ähnliches Verhalten vor, wie ich es früher für Laubmoose nachwies. Bei diesen ist es unter gewöhnlichen Umständen nicht möglich ge-

O
I.
II.
III.

Fig. 9. Auftreten von Antheridien an Stelle von Eiknospen. An Stelle des einen Hüllschlauchs bei *I* eine Eiknospenanlage (*O*), bei *II* und *III* Anlage eines Blättchens.

wesen, die Scheitelzelle zu einem Protonemafaden auswachsen zu lassen. Wohl aber gelang dies bei Schistostegasprossen, die begrenztes Wachstum und demgemäß in einem bestimmten Zustand eine „abgeschwächte“ Scheitelzelle besitzen. Diese kann man veranlassen zu einem Protonemafaden auszuwachsen. Ebenso waren die Sprosse, die mit einem Antheridium abschlossen, schwachwüchsig und deshalb den „Blättern“ in ihrer inneren Beschaffenheit ähnlicher als die gewöhnlichen vegetativen Sprosse. Demgemäß ist bei ihnen die Möglichkeit einer terminalen Antheridienbildung gegeben.

---

1) Es sei daran erinnert, daß „Blätter“ und Sprosse der Charen sich nach ihrer Symmetrie unterscheiden (vgl. pag. 361).

3. Abnorme Ausbildung der Antheridien.

a) Der Antheridienkörper selbst zeigte gelegentlich Unregelmäßigkeiten in der Zellenanordnung. Ferner fielen einzelne Antheridien der Verkümmerung anheim, während andere sich normal öffneten. Doch sollen diese Erscheinungen hier nicht näher beschrieben werden.

Weniger leicht tritt eine Vergrünung des Antheridienkörpers selbst ein. Offenbar deshalb, weil schon sehr frühzeitig in ihm eine Veränderung eintritt, welche die vegetative Weiterentwicklung unmöglich macht, so daß, wenn die Bedingungen für eine normale Weiterentwicklung nicht gegeben sind, nur ein Stehenbleiben und Verkümmern, aber keine Vergrünung erfolgt.

Fig. 10. Vergrünte Antheridien. *o* die Eiknospenanlage, die bei *I* und *II* zu einem weiteren Antheridium geworden wäre. *a* und *b* in *I* die zu Blättchen ausgewachsenen Quadranten der Antheridienanlage, *c d* die nicht ausgebildeten, *A* in *II* die vergrünte Antheridienanlage.

Als solche Grenze erwies sich in meinen Versuchen die Quadrantenbildung, d. h. es gelang, eine Antheridienvergrünung höchstens noch auf dem vierzelligen Stadium, nicht auf einem weiteren, wohl aber natürlich auf dem zwei- bzw. dreizelligen — auf dem einzelligen kann man nicht mehr recht von Vergrünung sprechen, da die Antheridienanlage dann nicht scharf genug als solche hervortritt.

Als ein extremer und zugleich besonders lehrreicher Fall sei Fig. 10, *I* angeführt. Hier sind aus der Antheridienanlage zwei Blättchen *a* und *b* entstanden. Indes war, wie eine Drehung zeigte (Fig. *I*, *a*), die Antheridienanlage schon vierzellig gewesen, von den vier Zellen *a*, *b*, *c*, *d* sind aber nur zwei (*a* und *b*) vegetativ ausgewachsen.

Fig. 10, *II* zeigt das Auswachsen von zwei Antheridienzellen. Die dritte, einem ungeteilt gebliebenen Quadranten entsprechend, ist zurückgeblieben. Vielfach tritt ein solches Zurückbleiben einer Hälfte des Antheridiums ein, die dann auch weitere Teilungen erfahren kann, ohne selbst auszuwachsen (Fig. 10, *III*). Als besonders eigentümlicher Fall sei schließlich Fig. 11 noch erwähnt, wo aus der einen Antheridiumhälfte eine Eiknospenlage mit fünf Hüllschläuchen ausgewachsen ist — auch die gewöhnliche Eiknospenanlage (O_1)ist vergrünt. Das Oogon selbst ist stehen geblieben, aber die Hüllschläuche sind zu gegliederten Blättchen ausgebildet.

Manche Bilder weisen auch darauf hin, daß es sich um Vergrünungen von Antheridienanlagen handelt, bei denen wohl in der unteren Zelle eine Längsteilung eingetreten war, nicht aber in der oberen, die sich nun zum Blättchen weiter entwickelt.

II. Vergrünung der Eiknospen.

Zunächst sei daran erinnert, daß das Oogon normal von fünf Hüllschläuchen umgeben ist, die man öfters mit Blättchen verglichen hat. Sie unterscheiden sich aber von solchen schon dadurch, daß sie normal aus zwei sehr ungleich langen Zellen bestehen — einer kurzen oberen (Krönchenzelle) und einer viel längeren unteren. Dadurch, daß die Hüllschläuche sich ungleichzeitig entwickeln, ist die Möglichkeit gegeben, daß die einzelnen Hüllschläuche einer Eiknospenanlage sich ungleichartig bei der Vergrünung ausbilden. Es kommt immer auf den Zeitpunkt der Eiknospenentwicklung an, in welchem der „Vergrünungsantrieb" einwirkt. Je frühzeitiger dies der Fall ist, desto stärkere Ablenkungen von der normalen Entwicklung sind möglich, namentlich auch dadurch, daß dann die Oogoniumzelle selbst eine Weiterentwicklung erfahren

Fig. 11. Aus einer Zelle der gehemmten Antheridienanlage hat sich eine Eiknospe o_2 entwickelt. Die ursprünglich vorhandene Eiknospe o_1 hat ihre Hüllschläuche (von denen zwei gezeichnet sind), zu gegliederten Blättchen entwickelt.

kann. In späteren Entwicklungsstadien aber ist dies nicht mehr möglich. Es kann wohl durch Abänderungen des normalen Wachstumsverlaufes die Gestalt des Organs abnorm sich ausbilden. Aber das Oogon selbst bleibt stehen oder wird zu einer chlorophyllreichen Zelle. Es ergibt sich eine auffallende vegetative Ausbildung namentlich dann, wenn die grüne Oogonzelle nicht von den Hüllschläuchen umgeben ist, und auf einer langen, durchaus einem Blättchengliede entsprechenden Zelle sitzt. So sehen wir z. B. in Fig. 12, *I* eine Eiknospe, die, wie das häufig vorkommt, nur vier Hüllschläuche angelegt hat. Diese stehen aber weit vom Oogon ab. Sie sind, wie in anderen Fällen, leicht daran zu erkennen, daß sie an ihrem Ende eine kleine Zelle (die Krönchenzelle) abgetrennt haben[1].

Fig. 12. Vergrünte Eiknospen, die auf langen blättchenartigen Stielen sitzen. Die Hüllschläuche (vier statt fünf) stehen von Oogon (*o*) ab.

Während in diesem Fall die Oogonzelle selbst (in der keine „Wendungszelle" gebildet worden war), annähernd Kugelform besaß, war sie in dem in Fig. 12, *II* abgebildeten Falle dickwandig und ähnlich zugespitzt wie die Endzelle eines Blättchens. Das ganze entspricht einem etwas abweichend ausgebildeten Blättchen, ähnlich dem von A. Braun bei Nitella beobachteten. Auf die theoretische Deutung können wir erst später eingehen. Doch sei darauf hingewiesen, daß, wenn das Oogon durch ein Antheridium ersetzt wird, das gleichfalls einen Ersatz durch ein sonst nur blattbürtiges Organ darstellt.

Hier lag also eine einfache Vergrünung ohne Weiterentwicklung vor.

Viel häufiger ist es, daß eine Eiknospe, erst nachdem sie drei zusammenschließende, aber in ihrer Entwicklung stehenbleibende Hüll-

1) Gelegentlich traten auch in meinen Kulturen an nicht vergrünten Eiknospen Querteilungen der Krönchenzellen an Oogonien ein, was gleichfalls (wie die oben angeführte Vergrünung des Antheridiumstieles) an das bei Nitella normale Verhalten erinnert.

schläuche angelegt hat, nun statt der zwei anderen (oder eines davon) eine neue Eiknospe oder einen Seitentrieb[1]) anlegt.

Die erstangelegten Hüllschläuche bilden dann eine Art Tabernakel über dem verkümmernden Oogon. Seitlich aus dem Knoten, aus dem die Hüllschläuche entspringen, entsteht eine neue Eiknospe (Fig. 13), an welcher sich, wenn es auch verkümmert, derselbe Vorgang wiederholen kann — oder ein Vegetationspunkt, der das verkümmerte Oogon dann bald zur Seite drängt. Das erläutert Fig. 13. O_1 bezeichnet das verkümmerte Oogon, *h* die ersten drei Hüllschläuche, O_2 eine neue, an Stelle eines Hüllschlauches entsprungene Eiknospe.

Fig. 13. *A* Antheridium, o_1 Oogon, 3 Hüllschläuche bilden ein Tabernakel an Stelle des vierten eine neue Eiknospenanlage, o_2, mit 5 jungen Hüllschläuchen.

In Fig. 14 ist eine Eiknospe abgebildet, deren Oogon eine Wendungszelle zeigt. Es bilden vier Hüllschläuche ein unregelmäßig geformtes Dach über dem Oogon (Fig. 14, *B*). An Stelle des fünften ist ein Seitentrieb entstanden, der stattliche Größe erreicht hat. Bei *x* ist an einem Knoten statt eines Blättchens ein Hüllschlauch zu sehen.

Fig. 14. In *A* die Hüllschläuche des Oogons *O* nicht gezeichnet, nur der Seitentrieb, welcher in Knoten und Internodien gegliedert ist, bei *x* ein Hüllschlauch zwischen normalen Blättchen. *B* das Oogon (*O*) mit Hüllschläuchen (um 180° gegen *A* gedreht) ohne Seitentrieb gezeichnet

Da an den Seitentrieben vergrünte

1) So bezeichne ich die in Knoten und Internodien gegliederten Auszweigungen bei dieser Vergrünung, von denen man oft kaum entscheiden kann, ob man sie einen Langtrieb (Sproß) oder einen Kurztrieb nennen soll.

Eiknospen mit neuen Seitentrieben entstehen können, so ergeben sich manchmal hexenbesenartige, schwer zu entwirrende Gebilde, die hier nicht näher geschildert werden sollen. Die Ungleichartigkeit der Vergrünungen hängt, wie oben schon erwähnt wurde, offenbar mit dem Schwanken der äußeren Bedingungen zusammen.

2. Durchwachsene Eiknospen.

Wenn die Oogonanlage selbst sich weiter entwickelt, so kann aus ihr entweder eine neue Eiknospe oder ein Seitensproß hervorgehen.

a) Oogonbildung nach Durchwachsung.

Fig. 15 zeigt die Basis einer normalen Eiknospe, die durch ein Internodium von dem Knoten getrennt ist, an welchem die Hüllschläuche (H) des durchwachsenen Oogons sich befinden.

Fig. 15. Durchwachsene Eiknospe, unten die alten, abstehenden Hüllschläuche, oben ein normales Oogon mit anliegenden Hüllschläuchen. A Rest eines Antheridiums.

Fig. 16 erläutert einen ähnlichen Fall. Hier ist auch die neue Eiknospe abnorm entwickelt. Nur ein Teil der Hüllschläuche (von denen nur einer, H_1, gezeichnet ist) ist normal entwickelt. An Stelle des jüngsten steht eine neue Eiknospe O_2.

Das ist auch in Fig. 17 der Fall, nur ist hier die Eiknospe 1 normal und 2 steht an Stelle eines der Hüllschläuche der durchwachsenen Eiknospe.

Fig. 16. Ähnliche Durchwachsung wie bei Fig. 15, statt einer neuen normalen Eiknospe hat sich aber ein solches gebildet, das an Stelle eines Hüllschlauches eine neue Eiknospe o_2 gebildet hat.

b) Sproßbildung aus durchwachsenen Eiknospen.

Vegetative Sprosse an Stelle der Eiknospen kamen häufig zur Beobachtung. Sie hatten dann

nicht vergrünte Hüllschläuche, sondern normale, wenngleich einfach gestaltete Blätter. Daß diese nicht immer in Fünfzahl auftraten, ist nicht verwunderlich. Erstens wird, wie wir oben sahen, auch bei den vergrünten Eiknospen die Fünfzahl keineswegs immer eingehalten, zweitens ist eine vollständig vegetative Umbildung der Eiknospen zu Seitenzweigen eben nur im jüngsten Stadium der ersteren möglich, in welchem auch die Zahl der Hüllschläuche noch einer Beeinflussung unterliegen kann. Es kann aber nicht bezweifelt werden, daß die Umbildung in einen Sproß wirklich stattfand. Nicht nur traten die Sprosse an einer Stelle auf, an der sich normal niemals vegetative Sprosse, sondern nur Eiknospen finden, sondern ich fand auch mehrere Beispiele, in denen an solchen Sprossen in einem und demselben Wirtel sowohl normale Charablätter als Hüllschläuche sich befanden. Derartige gemischte Sprosse stellen also deutlich Mittelbildungen zwischen Eiknospen und Sprossen dar. Dasselbe gilt für den Fall, daß nach Anlegung von drei Hüllschläuchen die sonst zum Oogon werdende Zelle zu einem Sproß auswächst[1]). Das geschah in dem in Fig. 18 abgebildeten Falle. Die potentielle Oogonzelle ist in einen Sproß ausgewachsen.

Fig. 17. Durchwachsene Eiknospe, die an ihrem Ende eine neue Eiknospe (*1*) gebildet hat, an Stelle eines ihrer Hüllschläuche (*H*) eine neue Eiknospe (*2*).

An Stelle des vierten Hüllblattes hat sich ein Seitentrieb entwickelt, der kräftiger als der erstgenannte gewachsen ist.

Manche der Sprosse, die wenig Wuchsvermögen haben, bilden ganz einfache Blätter, wie die Primärblätter am Sproßknoten des Vorkeimes, während bei anderen die Blätter normale Gliederung erreichen.

Eine zweite Übereinstimmung mit dem Vorkeim liegt bei den Vergrünungssprossen darin, daß Seitentriebe an Stelle der Blätter auf-

1) Es sei bemerkt, daß in derartigen Langtrieben auch die für diese kennzeichnende Zweiteilung der Knotenzelle nachgewiesen wurde.

treten können. Das wäre — falls man die Seitentriebe als Sprosse betrachtet — ein weiterer Grund für die oben dargelegte Auffassung, daß die Vorkeime nur vereinfachte Charasprosse sind.

Einen Gipfelpunkt der Vergrünung zeigt Fig. 20. Hier ist das Antheridium durch ein Blättchen, die Eiknospe durch einen Seitensproß ersetzt. Es sei bemerkt, daß in derartigen Sprossen auch die für sie charakteristische Knotenteilung nachgewiesen wurde. Sie hätten ohne Zweifel auch Rhizoiden gebildet, wenn die äußeren Bedingungen dafür günstig gewesen wären. Die Rhizoidbildung unterblieb aber bei den frei im Wasser schwimmenden Sprossen von Chara foetida ganz allgemein. Bei dieser Art scheint das Licht besonders stark hemmend auf die Rhizoidbildung zu wirken. Bei in Sand gesteckten abgeschnittenen Sprossen trat sie dagegen rasch ein.

Fig. 18. *A* Antheridium. Das in seiner Achsel befindliche Oogon ist durchgewachsen. Es zeigt bei *xxx* drei Hüllschläuche, an Stelle des vierten einen Seitentrieb (*S*).

Es ist nach dem obigen anzunehmen, daß die „Adventivknospen" auf Blättern, welche A. Braun, Wahlstedt, Giesenhagen u. a. gelegentlich gefunden haben, nichts anderes darstellen, als „vergrünte Eiknospen". So sagt z. B. Wahlstedt[1]): „Ett par gånger har jag funnit adventivknoppar bildade på sjelfva bladen, nämligen hos Chara tomentosa, der knopperne framkommos i vinkeln mellan bladet och bracteerna pa samma ställe, der annars sporovna hafva sin plats[2]); samt hos Nitella mucronata, der knopparne framkommo mellan tvänne af bladets

1) L. J. Wahlstedt, Om Characeernas knoppar och öfvervintring. Lund 1864, pag. 9.

2) Sperrung von mir. G.

grenar." Wahlstedt schließt aus dieser Beobachtung, daß auch die Blätter von Chara in günstigen Fällen Adventivknospen bilden. Dabei blieb aber ganz rätselhaft, weshalb diese Adventivknospen nur gelegentlich und dann an denselben Stellen, wie sonst die Eiknospen auftreten.

Diese Angaben zeigen, daß Vergrünungen von Eiknospen auch an den natürlichen Standorten vorkommen — nur daß sie eben für „Adventivsprosse" gehalten wurden, weil man ihre Herkunft nicht kannte. Jetzt, da man sie in beliebiger Menge hervorrufen kann, ist auch ihre Entstehung klargelegt. Die von A. Braun vermißten Mittelstufen, durch welche „die Möglichkeit der wirklichen Umbildung der Sporenknöspchen in solche vegetative Sprosse bestimmt nachgewiesen werden könnte", konnten zu Dutzenden hervorgerufen werden.

Fig. 19. Verschiedene Stadien der vegetativen Entwicklung von Oogonien (im optischen Durchschnitt). Bei II waren noch Hüllschläuche (*H*) angelegt.

Čelakovsky hat die Vermutung A. Braun's, daß eine solche Umbildung möglich sei, für „unzulässig" erklärt. Aber die Natur hat sich um das Verbot des geistvollen idealistischen Morphologen nicht gekümmert. Sie zeigt uns vielmehr, daß gerade das, was Čelakovsky als „absurd" bezeichnete, nämlich, daß bei der Vergrünung aus den Eiknospen sowohl „Blätter" als Sprosse hervorgehen können, zutrifft, wie ich das 1883 angenommen hatte. Das ist, wie damals hervorgehoben wurde, offenbar darin begründet, daß der Unterschied zwischen „Sproß" und „Blatt" bei den Characeen kein so großer ist, als die formale Morphologie, namentlich auch Čelakovsky, geglaubt hatte.

Sie hatte dabei unwillkürlich die Samenpflanzen im Auge, bei denen die einzelnen Organkategorien tatsächlich schärfer voneinander

abgegrenzt sind, als bei den Charen. Aber selbst bei den Samenpflanzen ist die Abgrenzung keine durchwegs starre und unabänderliche. Es darf wohl an die in des Verf.'s „Organographie“ angeführten Beispiele erinnert werden — sie hier zu wiederholen, würde zu weit führen.

Es können somit die Vergrünungen der Charen auch einiges allgemein-morphologisches Interesse beanspruchen, um so mehr, als es kaum eine andere Pflanze geben dürfte, an der diese Erscheinungen so rasch und sicher hervorzurufen sind. Sie zeigen ferner, was der Verf. immer wieder betont hat, daß im Verlauf der Entwicklung eine Umänderung in der inneren Beschaffenheit der Organe eintritt, welche ihre Entwicklungsmöglichkeit einengt — nur die ersten Entwicklungsstadien der Gametangien konnten zur vegetativen Weiterentwicklung gebracht werden, später ist nur ein Stehenbleiben, aber keine Umänderung mehr möglich.

Fig. 20. Antheridium durch ein Blättchen, Eiknospe durch einen Seitensproß ersetzt.

Auch die ersten Entwicklungsstadien betrachte ich aber nicht als „indifferent“. Sie unterscheiden sich in der Zusammensetzung ihrer Baumaterialien noch weniger von den vegetativen Organen als das später der Fall ist. Aber sie sind doch schon in ganz bestimmter Weise „induziert“, sonst wäre es nicht verständlich, daß die einzelnen Entwicklungsstadien sich in gesetzmäßiger Folge aneinanderreihen. Die Induktion ist aber anfangs schwächer als später. Einen Strom kann man nahe seiner Quelle leichter ablenken als später, er hat aber von Anfang an eine bestimmte Strömungsrichtung.

Dieses Bild läßt sich auch auf die Organentwicklung anwenden. Wir haben ja eine ganze Anzahl von künstlichen Vergrünungen allmählich ausführen gelernt: es sei z. B. an die der Sporophylle bei

Pteridophyten[1]), die der Infloreszenzen und Blüten bei höheren Pflanzen erinnert.

Für Gametangien sind, soweit mir bekannt, Vergrünungen bis jetzt nur in wenigen Fällen gelungen. So bei Vaucheria. Klebs[2]) beobachtete, daß bei einer Kultur von Vaucheria repens in 8%iger Rohrzuckerlösung, in der zahlreiche Antheridiumanlagen sich entwickelt hatten, diese nach der Überführung in Wasser und nach Verdunkelung an ihren Enden in Zoosporangien sich umwandelten. Bei Kultur in schwachem Lichte wurden manche Antheridien zu Zweigen, auch ein Auswachsen der Oogoniumanlagen trat zuweilen ein (a. a. O. pag. 131). Doch handelte es sich dabei offenbar nicht um die durch eine Wand abgegrenzte eigentliche Antheridium- oder Oogoniumanlage, sondern um den bei den Antheridien verhältnismäßig langen, bei den Oogonien sehr kurzen Auswuchs, an dessen Ende sich die Gametangien erst abgrenzen. Dieser Fall würde also etwa dem entsprechen, bei dem der Stiel einer Antheridium- oder Eiknospenanlage von Chara vergrünt. Ähnlich ist es bei den zu einem vierflügeligen Blatt vergrünten Antheren, die man bei manchen Samenpflanzen als Monstrositäten beobachtet hat. Hier handelt es sich gar nicht um vergrünte Sporangien, sondern nur um eine vegetative Ausbildung der Gewebewucherung, auf welcher bei normaler Weiterentwicklung ein Sporangium aufgetreten wäre.

Fragen wir uns schließlich, ob aus den beobachteten Vergrünungen Folgerungen für unsere Auffassung der Characeen-Gametangien sich ergeben?

Daß die Homologie von Antheridien und Oogonien durch sie nicht im mindesten in Frage gestellt, sondern nur aufs neue bestätigt wird, dürfte sich aus dem Mitgeteilten von selbst ergeben.

Die Tatsache, daß die Antheridienanlage noch nach den ersten

---

1) Die Vergrünung von Farnsporophyllen gelang zuerst bei Onoclea Struthiopteris*), später auch bei Equisetum Telmateja**), Lycopodium***) und Selaginella. Aber nicht bei allen Angehörigen dieser Gruppen geht es gleich leicht. Es wird die Vergrünung um so leichter vor sich gehen, je länger Sporophyll und Laubblatt in ihrer Entwicklung miteinander übereinstimmen. Tritt sehr früh schon eine Abweichung ein, so wird die Umbildung erschwert. So gelang sie z. B. noch nicht bei Aneimia und den Marsiliaceen.

2) G. Klebs, Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena 1896, pag. 115.

---

*) Goebel, Über künstliche Vergrünung von Farnsporophyllen. Ber. der Deutschen bot. Ges. 1887.

**) Goebel, Organographie der Pflanzen. 2. Aufl. (1918), pag. 1093, Fig. 1093.

***) Daselbst pag. 324.

Teilungen zu Blättchen auswachsen könne, ließe sich als Stütze der Hofmeister'schen Hypothese verwenden, daß die Antheridien mit ihrem merkwürdigen Bau eigentlich Antheridienstände seien.

Man könnte sich vorstellen, daß die ersten Teilungen im Antheridium eigentlich denen in einem Knoten der Vegetationsorgane entsprechen, daß aber die sonst zu Blättchen auswachsenden Zellen miteinander vereinigt bleiben.

Indes gelangt man bei diesen Deutungsversuchen auf einen höchst unsicheren Grund, weil wir keinerlei andere mit Chara näher verwandte Pflanzen kennen.

Deshalb mag auf solche Hypothesen hier auch nicht weiter eingegangen werden.

Zusammenfassung.

1. Die Vegetationsorgane der Characeen zeigen alle eine Gliederung in Knoten und Internodien, auch die Wurzeln, bei denen das meist in Abrede gestellt wurde.

2. Alle Knoten sind dorsiventral gebaut. Die radiäre Gesamtausbildung der Sprosse erfolgt durch „Spirotrophie". Da diese bei Blättern und Wurzeln kaum hervortritt, so sind diese Organe dorsiventral.

3. Die Ausbildung der Vegetationsorgane ist stark beeinflußbar. Wurzeln lassen sich in „Vorkeime" umbilden. Berindung und Knotenbildung lassen sich unterdrücken (letzteres wenigstens bei den Blättern), wenn die Pflanzen unter ungünstige Ernährungsverhältnisse gelangen. Vielfach treten dabei Gestaltungsverhältnisse auf, welche bei anderen Characeen „normal" vorhanden sind.

4. Auch die Gametangienbildung ist beeinflußbar. Sie ist vom Lichte abhängig. Es ist leicht Chara foetida ganz steril zu ziehen. Antheridien können an Stelle der Eiknospen auftreten und mannigfache Vergrünungen erfahren. Statt der Stielzelle der Antheridien kann ein Blättchen auftreten, auf dem die Antheridienanlage selbst schließlich auch ganz fehlen kann. Aus Antheridienanlagen können 1—2 Blättchen hervorgehen, Eiknospen können durchwachsen, und neue Eiknospen oder Sprosse ausbilden. An Stelle der Hüllschläuche bilden sich dann Seitenblättchen oder neue Eiknospen. Daß bei den Vergrünungen nicht immer dasselbe auftritt, ist zurückzuführen einerseits auf die nicht immer gleichen Bedingungen, unter denen die Vergrünung stattfand, andererseits darauf, daß der Unterschied zwischen Sprossen (Langtrieben) und Blättern (Kurztrieben) ein weniger scharfer ist, als die formale Morphologie ihn annahm.

Nachtrag.

Nachdem die vorstehende Mitteilung schon gedruckt war, erhielt ich durch die Freundlichkeit von Geh. Rat Oltmanns aus Freiburg weibliche Pflanzen von Nitella opaca (?)[1]. Sie wurden in ein Glasgefäß mit Erde und Sand gesetzt und Regenwasser zugegeben.

Die Untersuchung zeigte, daß die Eiknospen ursprünglich ganz normal waren. Nach 10 Tagen aber hatten sich infolge der geänderten Lebensbedingungen eine große Anzahl Eiknospen abnorm entwickelt. Die Hüllschläuche waren zwar meist in ziemlich normaler Ausbildung, also gewunden und dem Oogon anliegend. Nur gelegentlich traten einzelne abstehende auf. Aber die Oogonzelle selbst hatte abnorme Ausbildung erfahren, sie war durch Teilungen zu einem Zellkörper geworden (Fig. 21, *I*, *II*). Dieser zeigte bei den verschiedenen Eiknospen verschiedene Gestaltnng. Die Zellkörper waren offenbar nicht etwa entstanden als eine zweckmäßige Reaktion auf die veränderten Lebensbedingungen, sondern ganz sinnlose Gebilde, aus denen nichts für das Leben der Pflanze Brauchbares hervorging.

Das zeigte sich namentlich auch darin, daß einzelne Zellen dieser Zellkörper Andeutungen der eigentümlichen „Membranfalten" zeigten, wie sie für die Wandzellen der Antheridien bezeichnend sind. Und daß tatsächlich hier (freilich verunglückte) Versuche zur Antheridienbildung gemacht wurden, zeigten andere Fälle, in denen diese Versuche viel weiter gingen, und die mit charakteristischen „Falten" versehenen Wandzellen einen kleinzelligen inneren Gewebekörper bildeten, in welchem aber Spermatozoiden bildende Fäden bis jetzt nicht auftraten.

---

1) So bestimmte ich allerdings mit Zweifeln die Pflanze. Mit N. opaca stimmt, daß eine Gallerthülle der Eiknospen nicht nachweisbar war, ferner die Blattbildung und die Diöcie. Dagegen besaßen die Blättchen einen „mucro", dessen Fehlen bei N. opaca Migula (a. a. O. pag. 122) als besonders kennzeichnend hervorhebt. Ob etwa eine Bastard vorlag oder die Artmerkmale innerhalb der flexilis-Gruppe nicht so gleichbleibend sind, wie die Diagnosen annehmen, muß ich dahingestellt sein lassen. Ich bemerke noch, daß nicht etwa die Antheridien abgefallen waren und dadurch Diöcie vorgetäuscht wurde. Vielmehr waren auch zwischen ganz jungen Sporenknospen keine Antheridien vorhanden. Ich halte es aber für möglich, daß bei monocoischen Formen, wie z. B. Nit. flexilis, die Antheridienbildung unterdrückt werden kann, und dadurch der Anschein von Diöcie entsteht, einigermaßen ähnlich wie bei den Prothallien von Equisetum bei guter Ernährung Antheridienbildung nicht stattfindet. Tatsächlich traten später an den weiter kultivierten Pflanzen auch einzelne Antheridien auf, und wie weiterhin zu schildern sein wird, sogar ein Versuch der Antheridienbildung aus abnorm entwickelten Oogonien. Ich kann die Pflanze also vorläufig nur als eine zur flexilis-Gruppe gehörende bezeichnen.

Ein solches mißglücktes Antheridium (Fig. 21, *III*) innerhalb der Eiknospenhüllschläuche ist ein höchst sonderbares Gebilde!

Es erinnert an die Beobachtungen von Ernst an Nitella syncarpa, bei der er an zwei im Freien gesammelten Stöcken Pseudohermaphroditismus beobachtete. Er nimmt an, daß dieser nicht bloß durch besondere Lebensbedingungen der Pflanzen an ihrem speziellen Standort bedingt gewesen sei. Bei den von mir kultivierten Pflanzen aber war jedenfalls eine Veränderung der Lebensbedingungen sowohl der Grund für das Auftreten von Antheridien an Stelle von Oogonien bei Chara foetida, als für die verunglückten Versuche zur Antheridienbildung aus Oogonien bei Nitella. Das schließt nicht aus, daß die Reaktionsfähigkeit der einzelnen Exemplare eine verschiedene, und daß diese Verschiedenheit eine genetisch bedingte ist.

Fig. 21. Nitella sp. (opaca?). Eiknospen, deren Oogonium infolge der geänderten Lebensbedingungen Teilungen im Oogonium erfahren hat. *I* mit einem abstehenden Hüllschlauch, *W* eine der Wendungszellen. *II* Aus dem Oogon ist ein Zellkörper hervorgegangen. *III* Oogon, das zu einem abnormen Antheridium ausgebildet ist im optischen Durchschnitt. Die Hüllschläuche sind gerade gezeichnet. *D* Antheridiumzellen, welche in der Aufsicht die charakteristischen „Membranfalten" zeigen.

Eine Vergrünung fand ich nur in zwei Fällen. In beiden war in einer Eiknospe, die schon Hüllschläuche angelegt hatte, das Oogon durch ein deutliches Blättchen ersetzt. Ich zweifle aber nicht daran, daß die Eiknospen auch zu Sprossen auswachsen können, wie sie ja nach dem oben Angeführten bei Nitella wiederholt beobachtet worden sind.

Die Hüllschläuche zeigten insofern abnorme Gestaltung, als aus der unteren Krönchenzelle (die man einer rudimentären Knotenzelle gleichsetzen kann) nicht selten ein Auswuchs (Andeutung eines Seitenblättchens?) sich bildete (Fig. 21, *I*) — nur einmal kam ein solcher auch bei der oberen Krönchenzelle vor.

Indes soll auf das Verhalten von Nitella bei der Fortsetzung dieser Versuche noch eingegangen werden.

Hier sollte zunächst nur darauf hingewiesen werden,

1. daß auch bei Nitella die Oogonzellen „labil“ sind, d. h. durch geänderte Lebensbedingungen in kurzer Zeit zu einer abnormen Weiterentwicklung veranlaßt werden können;

2. daß das noch auf einem viel späteren Entwicklungsstadium als bei Chara foetida möglich ist, selbst noch nach Abtrennung der „Wendungszellen“.

Die fertile Oogonzelle verliert also die Fähigkeit zur Weiterentwicklung viel später als die von Chara foetida, und auch die sterilen (die „Wendungszellen“) scheinen weiterer Teilung und Entwicklung noch fähig zu sein; selbst die Knotenzelle der Eiknospe wies in zwei Fällen Querteilungen auf.

Auch bei Nitella zeigt sich also wie bei Chara, daß zwar die Entscheidung darüber, ob eine Zelle teilungsfähig bleibt oder nicht, schon bei ihrer Entstehung getroffen wird, nicht aber die darüber, was aus ihr werden soll. Wäre das der Fall, so wäre die Entwicklung nicht eine abänderbare. Daß aber gerade bei den Gametangien eine solche Abänderung leicht möglich ist, zeigen ja die beschriebenen Versuche. Sie zeigen uns aufs neue die Abhängigkeit der Organbildung von den Einwirkungen der Außenwelt. Daß auf Veränderungen der letzteren die Charen sehr empfindlich sind, zeigt z. B. auch das von Zacharias u. a. untersuchte Verhalten der Rhizoiden, die, in anderes Wasser übertragen, meist zunächst ihr Wachstum einstellen, um es dann später in etwas geänderter Weise wieder aufzunehmen.

Der Zeitpunkt, in welchem darüber entschieden wird, ob die Oogonzelle noch weitere Teilungen erfahren kann oder nicht, dürfte mit dem zusammenfallen, in welchem eine ausgiebigere Ablagerung von Reservestoffen in der Oogonzelle beginnt. Damit ist noch nicht gesagt, daß das auch die Ursache für die Unfähigkeit auf Veränderung der Lebensbedingungen durch Teilungen zu antworten sei. Vielleicht gelingt es, durch weitere Untersuchungen wenigstens die äußeren Bedingungen für die abnorme Ausbildung der Gametangien näher kennen zu lernen.

Druck von Ant. Kämpfe in Jena.

Preisaufgabe der Berliner Akademie für 1922.

Die Akademie stellt für das Jahr 1922 folgende Preisaufgabe:

„Sekundäre Geschlechtsmerkmale sind im Tierreich allgemein verbreitet. Für das Pflanzenreich liegen nur wenige und zum Teil widersprechende Angaben darüber vor, wie weit die Geschlechter diözischer Arten an morphologischen, anatomischen und physiologischen Merkmalen der vegetativen Organe unterschieden werden können. Es sollen die vorhandenen Angaben kritisch gesammelt und unsere Kenntnisse durch neue Untersuchungen fester begründet und erweitert werden."

Der ausgesetzte Preis beträgt fünftausend Mark.

Die Bewerbungsschriften können in deutscher, lateinischer, französischer, englischer oder italienischer Sprache abgefaßt sein. Schriften, die in störender Weise unleserlich geschrieben sind, können durch Beschluß der zuständigen Klasse von der Bewerbung ausgeschlossen werden.

Jede Bewerbungsschrift ist mit einem Spruchwort zu bezeichnen und dieses auf einem beizufügenden versiegelten, innerlich den Namen und die Adresse des Verfassers angebenden Zettel äußerlich zu wiederholen. Schriften, welche den Namen des Verfassers nennen oder deutlich ergeben, werden von der Bewerbung ausgeschlossen. Zurückziehung einer eingelieferten Preisschrift ist nicht gestattet.

Die Bewerbungsschriften sind bis zum 31. Dezember 1921 im Bureau der Akademie, Berlin NW 7, Unter den Linden 38, einzuliefern. Die Verkündigung des Urteils erfolgt in der Leibniz-Sitzung des Jahres 1922.

Sämtliche bei der Akademie zum Behuf der Preisbewerbung eingegangenen Arbeiten nebst den dazugehörigen Zetteln werden ein Jahr lang von dem Tage der Urteilsverkündigung ab von der Akademie für die Verfasser aufbewahrt. Nach Ablauf der bezeichneten Frist steht es der Akademie frei, die nicht abgeforderten Schriften und Zettel zu vernichten.

FLORA

ODER

ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG

FRÜHER HERAUSGEGEBEN
VON DER
KGL. BAYER. BOTANISCHEN GESELLSCHAFT IN REGENSBURG

NEUE FOLGE. ZEHNTER BAND

(DER GANZEN REIHE 110. BAND)

DRITTES UND VIERTES HEFT

HERAUSGEGEBEN VON
DR. K. GOEBEL
PROFESSOR DER BOTANIK IN MÜNCHEN

MIT 279 ABBILDUNGEN IM TEXT

SEMPER BONIS ARTIBUS

JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1918

Erschienen am 27. November 1918

Inhaltsverzeichnis.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich. Eine Hypothese zur experimentellen Vererbungs- und Abstammungslehre. Von Dr. **Alfred Ernst**, Prof. der Botanik an der Universität Zürich. Mit 172 Abbildungen im Text und 2 Tafeln. (XV, 665 S. gr. 8°.) 1918. Preis: 36 Mark.

Inhaltsübersicht: Einleitung. 1. Kapitel: Bisherige Untersuchungen über Vorkommen und Wesen von Parthenogenesis und verwandter Fortpflanzungserscheinungen im Pflanzenreich. 2. Kapitel: Bisherige Untersuchungen und Ansichten über die Parthenogenesis von Chara crinita. 3. Kapitel: Ergebnisse eigener Untersuchungen über Amphimixis und Parthenogenesis bei Chara crinita. 4. Kapitel: Fragestellung, Arbeitsprogramme und bisherige Ergebnisse über experimentelle Erzeugung generativer und somatischer Parthenogenesis bei Chara crinata. 5. Kapitel: Bastardierung als Urrache der Entstehung und der Apogamie der diploiden Chara crinita. 6. Kapitel: Zur Definition von Parthenogenesis und Apogamie. 7. Kapitel: Über die Möglichkeit des Vorkommens und der experimentellen Erzeugung von Bastard-Apogamie in anderen Verwandtschaftskreisen des Pflanzenreichs. 8. Kapitel: Vergleichung der Fortpflanzungsverhältnisse apogamer und hybrider Angiospermen. 9. Kapitel: Die Chromosomenzahlen von apogamen und hybriden Angiospermen. 10. Kapitel: Die Erscheinungen der Pseudogamie im Lichte der Hypothese vom hybriden Ursprung der Apogamie; Pseudogamie als induzierte apogame Entwicklung. 11. Kapitel: Hybrider Ursprung und Parthenokarpie. 12. Kapitel: Zur Kenntnis der Nucellarembryonie bei Angiospermen. 13. Kapitel: Ausdehnung der Bastardhypothese auf Pflanzen mit ausschließlich vegetativer Propagation. 14. Kapitel: Andere Ursachen verminderter Fertilität, von Sterilität und vegetativer Vermehrung im Pflanzenreich. 15. Kapitel: Bastardierung und Apogamie, Artbegriff und Artbildung, Literaturverzeichnis und Autoren-Register. Namen- und Sach-Register. Berichtigungen.

Die Zelle der Bakterien. Vergleichende und kritische Zusammenfassung unseres Wissens über die Bakterienzelle. Für Botaniker, Zoologen und Bakteriologen. Von Dr. **Artur Meyer**, o. Prof. der Botanik und Direktor des botanischen Gartens und des botanischen Instituts der Universität Marburg. Mit 1 chromolithographischen Tafel und 34 Abbildungen im Text. 1912. Preis: 12 Mark, geb. 13 Mark.

Biologisches Centralblatt, 32. Band. 1912:

Es gibt verhältnismäßig wenig Werke über die Bakterien, die von ganz durchgebildeten Fachleuten, nämlich Botanikern verfaßt sind. Schon deshalb ist jedes solches Lehr- oder Handbuch doppelt zu begrüßen. Der Verf. hat nun dieses Gebiet seit Jahren mit seinen Schülern behandelt und bietet in dem Buch außerordentlich viel auf eigener Forschung Beruhendes. Zugleich aber gibt er, entsprechend dem Titel, auch eine historische Übersicht über die Entwicklung jeder Frage und über die wesentlichen Anschauungen anderer Forscher, die von den seinen abweichen. Charakteristisch für seine Darstellung ist, daß er diese und auch seine eigenen früheren Mitteilungen in allem Wesentlichen wörtlich abdruckt. So ist zwar kein angenehm zu lesendes Lehrbuch, aber ein sehr übersichtliches, tief in die Materie einführendes Handbuch zustande gekommen Auf Grund dieser genauen Zitate kann der Verf. dann auch sehr verschieden seinen eigenen Standpunkt gegenüber seinen wissenschaftlichen Gegnern betonen. ohne der Objektivität Abbruch zu tun. Das Buch ist für jeden, der sich selbst mit bakteriologischen Untersuchungen befaßt, unentbehrlich, und bietet auch den Forschern auf verwandten Gebieten eine ebenso zuverlässige wie anregende Orientierung.

Werner Rosenthal (Göttingen.)

Von demselben Verfasser erschien ferner:

Botanische Praktika. Zum Gebrauche in den botanischen Laboratorien und zum Selbstunterrichte. Für Botaniker, Chemiker, Pharmazeuten, Studierende des höheren Lehramtes, Zoologen.

Praktikum I: **Erstes mikroskopisches Praktikum.** Eine Einführung in den Gebrauch des Mikroskops und in die Anatomie der höheren Pflanzen. **Dritte vervollständigte Auflage.** Mit 110 Abbildungen im Text. (VI u. 255 S.) 1915. Preis: 6 Mark 50 Pf., geb. 7 Mark 50 Pf.

Praktikum II: **Praktikum der botanischen Bakterienkunde.** Einführung in die Methoden der botanischen Untersuchung und Bestimmung der Bakterienspezies. Mit einer farbigen Tafel und 31 Abbildungen im Text. (VII u. 157 S.) 1903. Preis: 4 Mark 50 Pf., geb. 5 Mark 20 Pf.

Die Grundlagen und die Methoden für die mikroskopische Untersuchung von Pflanzenpulvern. Eine Einführung in die wissenschaftlichen Methoden der **mikroskopischen Untersuchung von Gewürzen, pflanzlichen Arzneimitteln, Nahrungsmitteln, Futtermitteln, Papieren, Geweben usw.** Zum Gebrauche in den Laboratorien der Hochschulen und zum Selbstunterrichte. Für Nahrungsmittelchemiker, Apotheker, Techniker usw. Mit 8 Tafeln und 18 Abbildungen im Text. (V, 25 S. gr. 8°.) 1901. Preis: 6 Mark.

Untersuchungen über die Stärkekörner. Mit 9 Tafeln u. 99 Abbild. im Text. 1895. Preis: 20 Mark.

ANT. KÄMPFE, BUCHDRUCKEREI, JENA.